ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 6 1984 N° 1

Janvier-Mars 1984

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907: *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* estalors divisé, en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements** et **achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1984 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1200 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 740 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 340 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 240 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 6, 1984, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, nº 1 : 3-32.

Types et Figurés de Trilobites du Muséum national d'Histoire naturelle

par René-Pierre Carriol

Abstract. — Catalogue of the Type and Figured specimens of Trilobites (Redlichiida, Ptychopariida, Phacopida, Lichida and Odontopleurida) currently housed in the Museum giving their original and current names. 132 Type and Figured specimens have been located representing 76 nominal species, 9 varieties of the Authors and 7 forms in open nomenclature. Most of the species come stratigraphically from Georgian and Devonian and geographically from South America and North Africa.

R.-P. Carriol, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Cet inventaire des Types et Figurés de Trilobites du Muséum national d'Histoire naturelle s'insérit comme le précédent (Carriol, R.-P., 1982 [1]) dans le cadre d'un travail d'identification et de classement des collections d'Invertébrés fossiles (en particulier celles d'Arthropodes) réalisé à l'instigation de M. J.-C. Fischer, Sous-Directeur au Muséum (Institut de Paléontologie).

La collection actuelle du Muséum comprend cent trente-deux spécimens Types ou Figurés de Trilobites correspondant à soixante-seize espèces nominales, neuf variétés des auteurs et sept formes laissées en nomenclature ouverte.

Les spécimens se répartissent stratigraphiquement entre le Cambrien inférieur (Géorgien) et le Dévonien : soixante-quatre du Cambrien inférieur, deux du passage Cambrien inférieur-Cambrien moyen, deux du Cambrien moyen (Acadien), un de l'Ordovicien et soixante-trois du Dévonien.

Le matériel provient du Maroc (68 spécimens), de Bolivie (58 spécimens), du Brésil (5 spécimens) et de France (1 spécimen).

Du point de vue systématique, les spécimens appartiennent à cinq ordres, Redlichiida, Ptychopariida, Phacopida, Lichida et Odontopleurida. L'ordre des Redlichiida, de loin le mieux représenté, précède quantitativement celui des Phacopida.

La collection générale des Trilobites est conservée pour l'essentiel à l'Institut de Paléontologie et pour le reste au laboratoire de Géologie du Muséum ; les Types et Figurés en ont été séparés et déposés dans la typothèque de l'Institut de Paléontologie du Muséum.

Les cent trente-deux pièces inventoriées sont présentées suivant l'ordre alphabétique des noms d'espèces utilisés dans la publication où elles sont figurées. Pour chacune

1. Types et Figurés de Crustacés fossiles non Décapodes du Muséum national d'Histoire naturelle. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, sect. C, (3-4) : 157-163.

d'elles, une référence bibliographique indique description et illustration la concernant pour une publication donnée. Puis les spécimens s'y référant sont désignés par leur numéro et accompagnés d'informations dûment vérifiées donnant l'identité ainsi que l'état qualitatif et quantitatif du matériel. On distinguera pour chaque spécimen : le collecteur ou la collection, le statut, le mode de figuration (photo, dessin), l'état de conservation, la provenance tant stratigraphique que géographique, la position systématique et les remarques s'y rapportant éventuellement (la classification adoptée est celle du « Treatise on Invertebrate Paleontology » de R. C. Moore).

Marsaisia acuminata Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 169, fig. 38 (2) et pl. V, fig. 17.

No IPM R 50800 : Coll. Abadie G 85. Holotype représenté en photo pl. V, fig. 17 : cranidium déformé bien conservé. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae. Le genre *Marsaisia* a été mis en synonymie avec *Resserops* (*Richterops*) par Henningsmoen (1958).

Kingaspis (Kingaspis) alatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 256, pl. XI, fig. 4, 7 et 9 ?

Nos IPM R 50801 et *IPM R 50802* : Coll. Bondon G 164 et G 137. Holotype et paratype photographiés respectivement pl. XI, fig. 7 et pl. XI, fig. 4 : cranidia en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Daguinaspis (Daguinaspis) ambroggii Hupé, 1953 [Hupé et Abadie, 1950 : nomen nudum]

1953. — P. Hupé : 140, fig. 28 et 32 (3), pl. V, fig. 1, 4-12, 14-15.

No IPM R 50803 : Coll. Abadie G 200. Holotype et trois paratypes (sur le même échantillon) schématisés fig. 28 et 32 (3), photographiés pl. V, fig. 1 : céphalons en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Daguinaspididae.

Comluella amouslekensis Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 237, fig. 56 (14), pl. XI, fig. 6.

N° IPM R 50804 : Coll. Neltner G 235. Holotype représenté par le schéma fig. 56 (14) et la photo pl. XI, fig. 6 du moulage de l'échantillon : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae. *Comluella* est considéré comme sous-genre de *Strenuella* (« Treatise on Invertebrate Paleontology », 1959, part O, Arthropoda 1 : O 207).

Remarque. — Spécimen représenté en photo dans Neltner et Poctey (1949, pl. V, fig. 9) sous le nom de *Strenuella strenua* (Billings, 1874), en compagnie d'un deuxième spécimen porté par le même échantillon.

Gigantopygus angustalatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 185, pl. VI, fig. 9.

N° IPM R 50805 : Coll. Bondon G 79. Holotype photographié pl. VI, fig. 9 : céphalon incomplet et plèvres thoraciques antérieures gauches, bourrelet péricéphalique exfolié, rostrum visible. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Gigantopygidae.

Pruvostinoides angustilineatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 235-236, fig. 57, pl. IX, fig. 19 ?-20.

N° IPM R 50806 : Coll. Abadie G 174. Holotype schématisé fig. 57, photographié pl. IX, fig. 20 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae. L'existence du genre *Pruvostinoides* est mise en doute dans le « Treatise on Invertebrate Paleontology » (1959, part O, Arthropoda 1 : O 208).

Kingaspis (Kingaspidoides) armatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 256-257, fig. 56 (19), pl. XI, fig. 12, 13 et 15.

N° IPM R 50807 : Coll. Bondon G 115. Holotype schématisé fig. 56 (19), photographié pl. XI, fig. 12 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Dalmanites (Cryphaeus) australis (Clarke, 1913)

1923. — R. Kozlowski : 41-43, pl. III, fig. 2-8 et 12-18, 19 ?

N° IPM R 50808 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. III, fig. 2 (photo) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50809 : Coll. Dereims. Spécimen figuré constitué de deux pièces, le spécimen proprement dit (photographié pl. III, fig. 6) et le moule externe de sa partie supérieure (non figuré) : individu entier en très bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50810 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. III, fig. 7 (photo) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50811 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. III, fig. 12 (photo) : quatre anneaux de l'axe thoracique en bon état. Provenance : Dévonien de Yaco, Bolivie.

N° IPM R 50812 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. III, fig. 13 (photo) : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50813 : Coll. Dereims. Spécimen figuré constitué de deux pièces, le spécimen proprement dit (photographié pl. III, fig. 16) et le moule externe de sa partie supérieure (non figuré) : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Letanas, Bolivie.

N° IPM R 50814 : Coll. Dereims. Spécimen figuré pl. III, fig. 17 (photo) : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50815 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. III, fig. 18 (photo) : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans le genre *Hadrorachus* Delo, 1935, jusqu'à la mise en synonymie de ce dernier avec *Metacryphaeus* Reed, 1907.

Remarque. — Les spécimens IPM R 50809, IPM R 50813 et IPM R 50814 sont rangés dans *Metacryphaeus venustus* Wolfart, 1968, et le spécimen IPM R 50812 dans *Metacryphaeus cornutus* Wolfart, 1968, dès la création de ces taxons. Wolfart (1968) attribue le spécimen IPM R 50815 à l'espèce *Metacryphaeus giganteus* (Ulrich, 1892) que Kozlowski (1923) considère comme synonyme de *Metacryphaeus australis* (Clarke, 1913).

Dalmanites (Cryphaeus) australis (Clarke, 1913) var. **rotundatus** Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 42, pl. III, fig. 1 et 9-11.

N° IPM R 50816 : Coll. Dereims. Spécimen figuré pl. III, fig. 1 (photo) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Padilla, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans le genre *Hadrorachus* Delo, 1935, jusqu'à la mise en synonymie de ce dernier avec *Metacryphaeus* Reed, 1907.

Dalmanites (Cryphaeus) australis (Clarke, 1913) var. **tuberculatus** Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 43-44, pl. III, fig. 20-21.

N° IPM R 50817 : Coll. Dereims. Spécimen figuré pl. III, fig. 20 (photo) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50818 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré constitué de deux pièces, le spécimen proprement dit (photographié pl. III, fig. 21) et le moule externe de sa partie supérieure (non figuré) : pygidium et une partie du thorax, en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans le genre *Hadrorachus* Delo, 1935, jusqu'à la mise en synonymie de ce dernier avec *Metacryphaeus* Reed, 1907. Wolfart (1968) propose d'élever cette variété au rang d'espèce et de la nommer *Metacryphaeus tuberculatus*.

Lichas balliviani Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 59-61, pl. V, fig. 11-12a.

N^{os} IPM R 50819 et *IPM R 5823* : Coll. Kozlowski. Syntypes représentés en photo pl. V, le premier fig. 11 (spécimen presque entier), le second fig. 12 (pygidium et sept anneaux thoraciques) et fig. 12a (doublure céphalique à laquelle reste attaché l'hypostome) ; en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

Position systématique. — Lichida, Lichidae. Espèce rangée dans le genre *Acanthopyge* Hawle et Corda, 1847.

Dalmanites boehmi Knod var. **boliviensis** Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 36, pl. II, fig. 1.

N° IPM R 50821 : Coll. Dereims. Spécimen figuré pl. II, fig. 1 (photo) : corps entier en bon état. Provenance : Dévonien de Tarabuco, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Dalmanitidae. Cette variété a été érigée en sous-espèce — *Dalmanites boehmi boliviensis* — puis placée dans le genre *Francovichia* Branisa et Vaneek, 1973, par Eldredge et Ormiston (1979).

Gigantopygus bondoni Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 183-184, fig. 43, pl. VI, fig. 4, et pl. VII, fig. 3, 4 ?, 6 ? et 7 ?

N° IPM R 50822 : Coll. Neltner G 77. Holotype représenté pl. VII, fig. 3 (photo du moulage) : céphalon déformé mais en bon état de conservation. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Gigantopygidae.

Remarque. — Spécimen figuré comme *Eops eo* R. et E. Richter, 1940, par Neltner et Poctey (1949, pl. VII, fig. 4).

Homalonotus bonissenti Morière, 1885

1888. — A. Bigot : 422-424, pl. VI, fig. 3-4.

N° IPM R 50823 : Coll. Voisin. Spécimen figuré constitué de deux pièces, l'individu proprement dit (dessins, pl. VI, fig. 3-4) et le moule externe de la surface dorsale de ses plèvres droites (non figuré) : individu entier en bon état. Provenance : Ordovicien de Besneville (Manche), France.

Position systématique. — Phacopida, Calymenina, Homalonotidae. Espèce rapportée au genre *Iberocoryphe* Hammann, 1977, par Henry (1980).

Dalmanites (Cryphaeus) boulei Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 46-48, pl. II, fig. 15-17.

N° IPM R 50824 : Coll. Kozlowski. Syntype photographié pl. II, fig. 16 : quelques anneaux thoraciques et le pygidium, en bon état. Provenance : Dévonien de Letanias, Bolivie.

N° IPM R 50825 : Coll. Kozlowski. Syntype constitué de deux pièces, le spécimen proprement dit (photographié pl. II, fig. 17) et le moule externe de sa partie supérieure (non figuré) : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Letanias, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce à ranger dans le genre *Metacryphaeus* Reed, 1907.

Remarque. — Wolfart (1968) émet un doute sur l'attribution spécifique de ces deux spécimens.

Antatlasia bourgini Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 208-209, pl. VI, fig. 14 et pl. VII, fig. 8-10.

N° IPM R 50826 : Coll. Abadie G 210. Holotype représenté par la photo de son moulage pl. VII, fig. 10 : empreinte d'un cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Dalmanites brevicaudatus Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 39-40, pl. II, fig. 6-8.

N° IPM R 50827 : Coll. Dereims. Syntype photographié pl. II, fig. 7 : individu entier légèrement enroulé, en bon état. Provenance : Dévonien de Letanias, Bolivie.

N° IPM R 50828 : Coll. Dereims. Syntype certainement constitué de deux pièces. La première, photographiée pl. II, fig. 8, représente un céphalon auquel manque la joue gauche. Cette pièce a disparu. La seconde est le moule externe de la moitié droite de la face supérieure de ce céphalon ; elle est en assez bon état. Provenance : Dévonien de Letanias, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce-type du genre *Schizostylus* Delo, 1935.

Remarque. — Wolfart (1968) désigne ces deux spécimens comme paralectotypes.

Kingaspis (Kingaspis) brevifrons Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 255-256, fig. 56 (17), pl. XI, fig. 8 et 11.

N° IPM R 50829 : Coll. Bondon G 117. Holotype schématisé fig. 56 (17), photographié pl. XI, fig. 8 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Resserops (Resserops) brevilimbatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 175, fig. 40 (2), pl. V, fig. 24 et pl. VII, fig. 13.

N° IPM R 50830 : Coll. Abadie G 86. Holotype schématisé fig. 40 (2), photographié pl. V, fig. 24 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae.

Hamatolenus continuus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 242, fig. 48 (5), pl. X, fig. 9, 12 ? et 13.

N° IPM R 50831 : Coll. Neltner G 155. Holotype schématisé fig. 48 (5), photographié pl. X, fig. 9 : cranidium et partie antérieure du thorax, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Remarque. — Spécimen figuré dans Neltner (1938, pl. XII, fig. 2) comme *Protolenus elegans* Matthew var. *marocana* Neltner, 1938.

Hamatolenus continuus Hupé, var. **acutus** Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 242, pl. X, fig. 17.

N° IPM R 50832 : Coll. Neltner G 195. Spécimen figuré pl. X, fig. 17 (photo) : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de la région de l'Ouirgane, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Remarque. — Spécimen figuré dans Neltner (1938, pl. XIII, fig. 13) comme *Protolenus elegans* Matthew var. *marocana* Neltner, 1938.

Cryphaeus convexus Ulrich, 1892

1907. — G. Courty : 117, pl. V, fig. 8.

N° IPM R 50833 : Coll. Créqui-Montfort. Spécimen figuré en photo pl. V, fig. 8, céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Tiahuanaco, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce à ranger dans le genre *Metacryphaeus* Reed, 1907.

Cryphaeus cf. **convexus** Ulrich, 1892

1907. — G. Courty : 117, pl. V, fig. 7.

N° IPM R 50834 : Coll. Créqui-Montfort. Spécimen figuré en photo pl. V, fig. 7 : céphalon en assez bon état. Provenance : Dévonien de Tiahuanaco, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce à ranger dans le genre *Metacryphaeus* Reed, 1907.

Acaste (Proboloides) cottreaui Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 53-54, pl. II, fig. 10-10a.

N° IPM R 50835 : Coll. Kozlowski. Holotype représenté pl. II, fig. 10-10a (photo) : céphalon à joue droite et pointe rostrale cassées, en bon état. Provenance : Dévonien de Chahuarani, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans le genre *Paracalmonia* Struve, 1958, puis dans le genre *Schizostylus* (*Schizostylus*) Delo, 1935, par Eldredge et Ormiston (1979).

Choubertella crassioculata Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 145, pl. V, fig. 2.

N° IPM R 50836 : Coll. Abadie G 17. Holotype photographié pl. V, fig. 2 : céphalon incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Daguinaspididae.

Phacops (Bouleia) dagincourti Ulrich, 1892

1923. — R. Kozlowski : 56-58, pl. VI, fig. 7-8c.

N° IPM R 50837 : Coll. Kozloswki. Spécimen figuré pl. VI, fig. 8-8c (photos) : glabelle en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae (cf. Eldredge, 1972). Espèce-type de *Bouleia* élevée au rang de genre par Hupé (1953).

Bigotinops dangeardi Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 221, fig. 49, pl. IX, fig. 16.

N° IPM R 50838 : Coll. Abadie G 154. Holotype schématisé fig. 49, photographié pl. IX, fig. 16 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Homalonotus dekayi (Green, 1832)

1923. — R. Kozlowski : 20-23, fig. 1, pl. I, fig. 1-10.

N° IPM R 50839 : Coll. Kozlowski. Spécimen représenté fig. 1 (schéma) et pl. I, fig. 2 (photo) : corps entier enroulé, dans un état de conservation moyen. Provenance : Dévonien d'Ayoayo, Bolivie.

N° IPM R 50840 : Coll. Dereims. Spécimen figuré constitué de deux pièces, le spécimen proprement dit (schématisé fig. 1, photographié pl. I, fig. 3) et le moule externe de sa partie supérieure (non figuré) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Calymenina, Homalonotidae. Espèce rangée à sa création dans le genre *Dipleura*, puis dans le genre *Homalonotus* et de nouveau dans *Dipleura*, considéré cette fois comme sous-genre de *Trimerus* (cf. Wolfart, 1968).

Remarque. — Wolfart (1968) crée une sous-espèce pour ce matériel : *Trimerus* (*Dipleura*) *dekayi boliviensis.*

Cyphaspis dereimsi Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 61-62, pl. IV, fig. 15-17.

N° IPM R 50841 : Coll. Kozlowski. Syntype représenté pl. IV, fig. 15 (photo du moulage) : moule externe de la surface dorsale d'un individu entier, en assez bon état. Provenance : Dévonien de Tarabuco, Bolivie.

N^{os} IPM R 50842 et *IPM R 50843* : Coll. Dereims. Syntypes représentés en photo pl. IV, respectivement fig. 16 et fig. 17-17a : céphalon et une partie du thorax pour le premier, glabelle uniquement pour le second, en bon état. Provenance : Dévonien de Padilla, Bolivie.

Position systématique. — Ptychopariida, Illaenina, Proetacea, Otarionidae. Espèce appartenant au genre *Otarion* Zenker, 1833.

Remarque. — Wolfart (1968) désigne le spécimen IPM R 50841 comme lectotype et les spécimens IPM R 50842 et IPM R 50843 comme paralectotypes.

Acaste devonica Ulrich, 1892

1907. — G. Courty : 117, pl. V, fig. 2, 4 et 6.

N° IPM R 50844 : Coll. Créqui-Montfort. Spécimen figuré pl. V, fig. 2, 4 et 6 (photos) : corps entier enroulé, en assez bon état. Provenance : Dévonien de Tiahuanaco, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans *Phacopina* (*Vogesina*) par Wolfart (1968) puis dans *Vogesina* (*Vogesina*) par Eldredge et Ormiston (1979).

Acaste (Phacopina) devonica Ulrich, 1892

1923. — R. Kozlowski : 49-51, pl. IV, fig. 7-14.

N° IPM R 50845 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. IV, fig. 7 (photo) : céphalon et portion de thorax en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50846 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. IV, fig. 8-8a (photos) : céphalon incomplet en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50847 : Coll. KOZLOWSKI. Spécimen figuré pl. IV, fig. 9-9a (photos) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50848 : Coll. KOZLOWSKI. Spécimen figuré pl. IV, fig. 10 (photo) : céphalon et quelques segments thoraciques, en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50849 : Coll. KOZLOWSKI. Spécimen figuré pl. IV, fig. 11 (photo) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

N° IPM R 50850 : Coll. DEREIMS. Spécimen figuré pl. IV, fig. 12 (photo) : thorax et pygidium, en bon état. Provenance : Dévonien de Letanias, Bolivie.

N° IPM R 50851 : Coll. DEREIMS. Spécimen figuré pl. IV, fig. 13-13a (photos) : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Letanias, Bolivie.

POSITION SYSTÉMATIQUE. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans *Phacopina* (*Vogesina*) par WOLFART (1968) puis dans *Vogesina* (*Vogesina*) par ELDREDGE et ORMISTON (1979).

REMARQUE. — Les spécimens IPM R 50845 et IPM R 50849 sont rangés dans *Phacopina* (*Vogesina*) *lacunafera* Wolfart, 1968, les spécimens IPM R 50846, IPM R 50847 et IPM R 50848 dans *Phacopina* (*Vogesina*) *aspera* Wolfart, 1968, dès la création de ces taxons.

Pseudolenus draensis Hupé, 1953

1953. — P. HUPÉ : 230, pl. VIII, fig. 10.

N° IPM R 50852 : Coll. BONDON G 166. Holotype photographié pl. VIII, fig. 10 : cranidium incomplet en assez bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

POSITION SYSTÉMATIQUE. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Protolenus elegans Matthews var. **latouchei** Neltner, 1938

1938. — L. NELTNER : 282-283, pl. XIII, fig. 14.

N° IPM R 50853 : Coll. NELTNER G 160. Spécimen figuré pl. XIII, fig. 14 (photo) : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tizin'Tichka, Maroc.

POSITION SYSTÉMATIQUE. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

REMARQUE. — Spécimen figuré dans HUPÉ (1953, pl. X, fig. 19), comme *Protolenus* (*Latoucheia*) *latouchei* Cobbold var. *tichkaensis* Hupé, 1953.

Protolenus elegans Matthew var. **marocana** Neltner, 1938

1938. — L. Neltner : 277-281, pl. XII, fig. 2-7, pl. XIII, fig. 8-13.

N° IPM R 50831 : Coll. Neltner G 155. Spécimen figuré pl. XII, fig. 2 (photo) : cranidium et partie antérieure du thorax en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

N° IPM R 50832 : Coll. Neltner G 195. Spécimen figuré pl. XIII, fig. 13 (photo) : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de la région de l'Ouirgane, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae. Espèce appartenant au sous-genre *Protolenus.*

Remarque. — Premier spécimen (IPM R 50831) choisi comme holotype de *Hamatolenus continuus* (Hupé, 1953, pl. X, fig. 9). Deuxième spécimen (IPM R 50832) figuré dans Hupé (1953, pl. X, fig. 7) comme *Hamatolenus continuus* Hupé var. *acutus* Hupé, 1953.

Eops eo R. et E. Richter, 1940

1949. — L. Neltner et N. Poctey : 68, pl. VII, fig. 3-4.

N° IPM R 50822 : Coll. Neltner G 77. Spécimen figuré pl. VII, fig. 4 (photo) : céphalon déformé en bon état de conservation. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae. L'existence du genre *Eops* est mise en doute dans le « Treatise of Invertebrate Paleontology » (1959, part O, Arthropoda 1 : O 202).

Remarque. — Ce spécimen a été choisi comme holotype de *Gigantopygus bondoni* Hupé, 1953 (pl. VII, fig. 3).

Resserops (**Richterops**) **falloti** Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 176-177, fig. 36 (6), 39 et 40 (6), pl. V, fig. 21 ?, pl. VI, fig. 1-3 et pl. XI, fig. 26 ?

N° IPM R 50854 : Coll. Abadie G 74. Holotype schématisé fig. 36 (6) et 39, photographié pl. VI, fig. 1 : individu complet dont la glabelle et la partie antérieure du céphalon sont détériorés mais qui montre l'hypostome et le rostrum. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae.

Acaste (Proboloides) glabellirostris Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 52-53, pl. II, fig. 9-9a.

N° IPM R 50855 : Coll. Dereims. Holotype constitué de deux pièces, un moule interne (photographié pl. II, fig. 9) et le moule externe (disparu) de sa partie supérieure (photographié pl. II, fig. 9a) : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien à trois lieues de Padilla, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce-type du genre *Probolops* Delo, 1935.

Acaste (Anchiopella) haugi Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 51-52, pl. II, fig. 11-14.

N^os IPM R 50856, IPM R 50857, IPM R 50858 et *IPM R 50859* : Coll. Dereims. Syntypes photographiés pl. II, respectivement fig. 11, fig. 12-12a, fig. 13 et fig. 14 (photo de la contre-empreinte en plâtre) : céphalon (1er et 2e spécimens), glabelle (2e spécimen) et moule externe de la surface supérieure de deux segments thoraciques (4e spécimen), en bon état. Provenance : Dévonien de Padilla, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Calmoniidae. Espèce-type du genre *Malvinella* Wolfart, 1968.

Remarque. — Wolfart (1968) désigne le spécimen IPM R 50857 comme lectotype.

Antatlasia hollardi Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 208, fig. 56 (20) et 63 (B), pl. VI, fig. 10-13 et 15, pl. VII, fig. 11.

N° IPM R 50860 : Coll. Bondon G 177. Holotype représenté par un schéma fig. 56 (20) et 63 (B) ainsi que par la photo d'un moulage pl. VI, fig. 11 : empreinte d'un céphalon en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Strenuella howelli Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 239, fig. 56 (6), pl. XI, fig. 17.

N° IPM R 50861 : Coll. Bondon G 114. Holotype schématisé fig. 56 (6), photographié pl. XI, fig. 17 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae. Espèce rangée dans le sous-genre *Strenuella* (« Treatise on Invertebrate Paleontology », 1959, part O, Arthropoda 1 : O 207).

Ptychoparopsis issafenensis Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 259-260, pl. IX, fig. 7.

N° IPM R 50862 : Coll. Bondon G 168. Holotype photographié pl. IX, fig. 7 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Ptychopariida, Ptychopariina, Ptychopariacea, Alokistocaridae.

Wanneria jacqueti Neltner et Poctey, 1949

1949. — L. Neltner et N. Poctey : 74-76, pl. VI, fig. 1-5.

N° IPM R 50864 : Coll. Neltner G 42. Syntype photographié pl. VI, fig. 5 : céphalon et partie antérieure du thorax, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

N° IPM R 50865 : Coll. Neltner G 45. Syntype photographié pl. VI, fig. 1 : spécimen entier en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae. Espèce rangée dans le genre *Neltneria* depuis la création de ce dernier par Hupé (1953).

Remarques. — Hupé (1953) représente le premier spécimen (IPM R 50864) fig. 25 (schéma) ainsi que pl. III, fig. 2 (photo) et le désigne comme holotype (lectotype suivant le code de nomenclature) de *Neltneria jaqueti* [recte *N. jacqueti*]. Il choisit le deuxième spécimen (IPM R 50865) comme holotype de *Bondonella typica* Hupé, 1953 (fig. 27 et pl. IV, fig. 2).

Neltneria jaqueti (Neltner et Poctey, 1949) [recte *Neltneria jacqueti*]

1953. — P. Hupé : 134, fig. 25-26, pl. III, fig. 2, pl. IV, fig. 1 et 6.

N° IPM R 50863 : Coll. Neltner G 46. Spécimen figuré fig. 25 (schéma) et pl. IV, fig. 1 (photo) : céphalon et partie antérieure du thorax, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Choubertella lata Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 144, pl. V, fig. 3.

N° IPM R 50866 : Coll. Abadie G 14. Holotype photographié pl. V, fig. 3 : céphalon en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Daguinaspididae.

Pseudosaukianda lata Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 198, fig. 36 (19), pl. VIII, fig. 6-7, pl. IX, fig. 4.

N° IPM R 50867 : Coll. Neltner G 236. Holotype représenté par le schéma fig. 36 (19) et la photo de son moulage pl. VIII, fig. 7 : céphalon et premiers segments thoraciques en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Saukiandidae. Depuis Henningsmoen (1958), *Pseudosaukianda* est considéré comme synonyme de *Saukianda*.

Daguinaspis (Daguinaspis) latifrons Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 141, fig. 32 (4), pl. V, fig. 13.

N° IPM R 50869 : Coll. Abadie G 220. Holotype schématisé fig. 32 (4), photographié pl. V, fig. 13 : céphalon presque complet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Daguinaspididae.

Termierella (Termierella) latifrons Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 227, fig. 53 (1), pl. IX, fig. 24 et pl. X, fig. 1-4.

N° IPM R 50870 : Coll. Bondon G 139. Holotype schématisé fig. 53 (1), photographié pl. IX, fig. 24 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Neoredlichia latigena Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 168, fig. 38 (1), pl. IV, fig. 20.

N° IPM R 50868 : Coll. Abadie G 203. Holotype schématisé fig. 38 (1), photographié pl. IV, fig. 20 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae.

Protolenus (Latoucheia) latouchei Cobbold var. **tichkaensis** Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 241, pl. X, fig. 19.

N° IPM R 50853 : Coll. Neltner G 160. Spécimen figuré pl. X, fig. 19 (photo) : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tizi n'Tichka, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Remarque. — Représentation photographique dans Neltner (1938, pl. XIII, fig. 14) sous le nom de *Protolenus elegans* Matthew var. *latouchei* Neltner, 1938.

Bailiella levyi (Munier-Chalmas et Bergeron, 1889)

1950. — G. Termier et H. Termier : 28, pl. CLXXXXI, fig. 1-3.

N° IPM R 50871 : Coll. Roch. Spécimen figuré pl. CLXXXXI, fig. 2 (schéma) : individu complet en bon état. Provenance : Cambrien moyen d'Ouled Mabih, Maroc.

Position systématique. — Ptychopariida, Ptychopariina, Conocoryphacea, Conocoryphidae. Espèce placée à sa création dans le genre *Conocoryphe.*

Bailiella levyi (Munier-Chalmas et Bergeron) var. **bondoni** Termier et Termier, 1950

1950. — G. Termier et H. Termier : 28 et 50, pl. CLXXXXI, fig. 4.

N° IPM R 50872 : Coll. Bondon. Spécimen figuré, constitué de trois pièces, une pour le moule interne (schéma pl. CLXXXXI, fig. 2), deux pour le moule externe (non figuré) : céphalon en bon état. Provenance : Cambrien moyen du synclinal de Tamsift, Maroc.

Position systématique. — Ptychopariida, Ptychopariina, Conocoryphacea, Conocoryphidae. Espèce placée à sa création dans le genre *Conocoryphe.*

Acaste lombardi Kozlowski, 1913

1913. — R. Kozlowski : 14-15, pl. III, fig. 7-7b.

N° IPM R 50873 : Coll. Lombard. Holotype représenté pl. III, fig. 7-7b (photos) : moule externe de la surface dorsale d'un spécimen entier, en bon état. Provenance : Dévonien de l'État de Parana, Brésil.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce à ranger dans le sous-genre *Phacopina* du genre *Phacopina.*

Fallotaspis longa Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 130-131, fig. 24, pl. III, fig. 1 et 3.

N^os^ IPM R 50876 et *IPM R 50877* : Coll. Neltner G 21 pour le premier et Abadie G 23 pour le second. Holotype et paratype schématisés fig. 24, photographiés respectivement pl. III, fig. 3 et pl. III, fig. 1 : céphalons et segments antérieurs du thorax, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Termierella (Termierella) longa Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 227, fig. 64 (4), pl. X, fig. 5-8.

N^o^ IPM R 50874 : Coll. Bondon G 152. Holotype schématisé fig. 64 (4), photographié pl. X, fig. 8 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

N^o^ IPM R 50875 : Coll. Bondon G 148. Paratype schématisé fig. 64 (4), photographié pl. X, fig. 5 : cranidium et segments thoraciques antérieurs en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Oued Glenh, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Fallotaspis longispina Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 129-130, fig. 18 (1) et 23, pl. I, fig. 9, pl. II, fig. 6, 8-11.

N^o^ IPM R 50878 : Coll. Abadie G 231. Holotype schématisé fig. 18 (1) et 23, photographié pl. II, fig. 8 : céphalon en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Myopsolenus magnus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 243-244, fig. 48 (10), pl. X, fig. 11 et 14-15.

N^o^ IPM R 50879 : Coll. Abadie G 198. Holotype schématisé fig. 48 (10), photographié pl. X, fig. 11 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Strenueva marocana Hupé, 1953 [recte *Strenuaeva marocana*]

1953. — P. Hupé : 210-211, pl. VII, fig. 12 et pl. XI, fig. 25.

N° IPM R 50880 : Coll. Bondon G 180. Un échantillon porteur de l'holotype (en photo pl. XI, fig. 25) et des paratypes (en photo pl. XI, fig. 25 et pl. VII, fig. 12). Chaque spécimen est représenté par son cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Abadiella meteora Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 205, fig. 36 (16) et 45 (3), pl. IX, fig. 10.

N° IPM R 50881 : Coll. Abadie G 147. Holotype schématisé fig. 36 (16) et 45 (3), photographié pl. IX, fig. 10 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Abadiellidae.

Pruvostina nicklesi Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 222-223, fig. 50, pl. IX, fig. 12-13 et 15.

N° IPM R 50887 : Coll. Abadie G 147. Holotype schématisé fig. 50, photographié pl. IX, fig. 12 : cranidium incomplet moyennement bien conservé. Provenance : Cambrien inférieur de la piste Mektar bou l'Baroud près d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Pseudolenus ourikaensis Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 230-231, fig. 53 (2), pl. X, fig. 18.

N° IPM R 50888 : Coll. Bondon G 157. Holotype schématisé fig. 53 (2), photographié pl. X, fig. 18 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Gigantopygus papillatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 184-185, fig. 36 (11), pl. VI, fig. 8 et pl. VII, fig. 1-2 et 5 ?

N° IPM R 50882 : Coll. Bondon G 76. Holotype schématisé fig. 36 (11), photographié pl. VII, fig. 2 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Gigantopygidae.

Dalmanites patacamayensis Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 36-37, pl. II, fig. 2.

N° IPM R 50883 : Coll. Kozlowski. Holotype photographié pl. II, fig. 2 : spécimen presque entier en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Dalmanitidae.

Agraulos ? permingeati Termier et Termier, 1950

1950. — G. Termier et H. Termier : 25 et 50, pl. CLXXXIX, fig. 6-8.

N^os IPM R 50884 et *IPM R 50980* : Coll. Permingeat et Carpentier. Deux syntypes schématisés pl. CLXXXIX respectivement fig. 6-7 et fig. 8 : cranidia en bon état. Provenance : passage Cambrien inférieur-Cambrien moyen, butte de Tighermt Tigmout, Saghro, Maroc.

Position systématique. — Ptychopariida, Ptychopariina, Solenopleuracea, Agraulidae.

Fallotaspis plana Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 129, fig. 22, pl. II, fig. 1 et 3.

N° IPM R 50885 : Coll. Abadie G 33. Holotype schématisé fig. 22, photographié pl. II, fig. 1 : céphalon en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Fallotaspis planospinosa Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 128-129, fig. 21, pl. II, fig. 4.

N° IPM R 50886 : Coll. Abadie G 225. Holotype schématisé fig. 21, photographié pl. II, fig. 4 : céphalon incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Pararedlichia pulchella Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 165, fig. 36 (15) et 37 (A), pl. IX, fig. 6 et 8.

N° IPM R 50889 : Coll. Abadie G 213. Holotype schématisé fig. 36 (15) et 37 (A), photographié pl. IX, fig. 8 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Redlichiidae.

Strenuella rasettii Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 237-238, fig. 56 (8), pl. XI, fig. 16.

N° IPM R 50890 : Coll. Abadie G 172. Holotype représenté par le schéma fig. 56 (8) et la photo pl. XI, fig. 16 de son moulage : cranidium au tégument exfolié. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae. Dans le « Treatise on Invertebrate Paleontology » (1959, part O, Arthropoda 1 : O 207) *Strenuella* est divisé en deux sous-genres. *Strenuella rasettii* appartient au sous-genre *Strenuella.*

Resserops resserianus Richter et Richter, 1940

1949. — L. Neltner et N. Poctey : 67-68, pl. VII, fig. 1.

N° IPM R 50891 : Coll. Neltner G 75. Spécimen figuré pl. VII, fig. 1 : individu presque complet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae. Espèce placée dans le sous-genre *Resserops* lors de la division du genre *Resserops* par Hupé (1953).

Remarque. — Cet individu a été choisi comme holotype de *Resserops* (*Richterops*) *rudemmae* Hupé, 1953 (pl. VI, fig. 2).

Marsaisia robauxi Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 170, fig. 38 (4), pl. V, fig. 16, 23 ? et pl. VI, fig. 6 ?

N° IPM R 50892 : Coll. Abadie G 88. Holotype schématisé fig. 38 (4), photographié pl. V, fig. 16 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae. Le genre *Marsaisia* a été mis en synonymie avec *Resserops* (*Richterops*) par Henningsmoen (1958).

Despujolsia rochi Neltner et Poctey, 1949

1949. — L. Neltner et N. Poctey : 78-80, pl. II, fig. 3-4.

N° IPM R 50820 : Coll. Neltner G 53. Holotype photographié pl. II, fig. 3-4 : moule externe de la surface dorsale d'un spécimen presque entier, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Despujolsiidae.

Remarque. — Spécimen figuré dans Termier et Termier (1950) pl. CLXXXVI, fig. 6 (schéma) et dans Hupé (1953) pl. VIII, fig. 3-4 (photos).

Pararedlichia rochi Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 165-166, fig. 37 (C), pl. IX, fig. 11.

N° IPM R 50893 : Coll. Abadie G 222. Holotype schématisé fig. 37 (C), photographié pl. IX, fig. 11 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Redlichiidae.

Dalmanites (Cryphaeus) rostratus Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 44-46, pl. V, fig. 1-9.

N° IPM R 50894 : Coll. Dereims. Syntype photographié pl. V, fig. 1 : céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50895 : Coll. Dereims. Syntype photographié pl. V, fig. 2 : individu entier en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50896 : Coll. Dereims. Syntype photographié pl. V, fig. 5 et 5a ; céphalon en bon état. Provenance Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50897 : Coll. Dereims. Syntype photographié pl. V, fig. 6 : partie antérieure du céphalon en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50898 : Coll. Dereims. Syntype photographié pl. V, fig. 9 : pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

N° IPM R 50899 : Coll. Dereims. Syntype représenté par la photo de son moulage pl. V, fig. 10. L'échantillon — empreinte d'un œil pourvu d'une épine — a disparu, seul subsiste son moulage, mais l'épine est cassée. Provenance : Dévonien de Sicasica, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce-type du genre *Cryphaeoides* Delo, 1953.

Remarque. — Wolfart (1968) désigne le spécimen IPM R 50896 comme lectotype et les spécimens IPM R 50894, IPM R 50895, IPM R 50897, IPM R 50898 et IPM R 50899 comme paralectotypes.

Resserops (Richterops) rudemmae Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 177-178, pl. VI, fig. 2.

N° IPM R 50891 : Coll. Neltner G 75. Holotype photographié pl. VI, fig. 2 : individu presque complet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae.

Remarque. — Cet individu est figuré comme *Resserops resserianus* Richter et Richter, 1940, par Neltner et Poctey (1949, pl. VII, fig. 1).

Phacops salteri Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 54-56, pl. VI, fig. 1-6.

N^os IPM R 50900 et *IPM R 50901* : Coll. Kozlowski. Syntypes photographiés pl. VI, respectivement fig. 1 et fig. 2-2b : céphalons en bon état. Provenance : Dévonien de Pataeamaya, Bolivie.

N^os IPM R 50902, IPM R 50903 et *IPM R 50904* : Coll. Dereims. Syntypes photographiés pl. VI, respectivement fig. 4, fig. 5 et fig. 6 : céphalon, céphalon et thorax, thorax et pygidium en bon état. Provenance : Dévonien de Ayoayo, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Phacopacea, Phacopidae. Espèce rangée par Eldredge et Ormiston dans *Phacops* (*Viaphacops*) Maksimova, 1972.

Remarque. — Wolfart (1968) désigne le spécimen IPM R 50901 comme lectotype et les spécimens IPM R 50900, IPM R 50902, IPM R 50903 et IPM R 50904 comme paralectotypes.

Phacops (Dereimsia) sphaericeps Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 56, pl. VI, fig. 9-9b.

N° IPM R 50906 : Coll. Dereims. Holotype représenté pl. VI, fig. 9-9b (photos) : glabelle avec joues fixes, en bon état. Provenance : Dévonien de Padilla, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae (d'après Eldredge, 1972). *Dereimsia* qui a été élevé au rang de genre est mis en synonymie avec *Bouleia* par Eldredge (1972).

Pseudosaukianda ? spinifera Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 198, pl. IX, fig. 3.

N° IPM R 50905 : Coll. Bondon G 59. Holotype représenté par la photo de son moulage pl. IX, fig. 3 : céphalon incomplet et premiers segments thoraciques, état moyen. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Saukiandidae. Le genre *Pseudosaukianda* a été mis en synonymie avec *Saukianda* par Henningsmoen (1958).

Choubertella spinosa Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 144, fig. 33, pl. IV, fig. 8-11.

N° IPM R 50907 : Coll. Abadie G 230. Holotype schématisé fig. 33, photographié pl. IV, fig. 8 : céphalon en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Daguinaspididae.

Collyrolenus staminops Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 244-245, fig. 48 (9), pl. X, fig. 10.

N° IPM R 50908 : Coll. Fallot, Choubert, Ambroggi, Bourgin G 197. Holotype schématisé fig. 48 (9), photographié pl. X, fig. 10 : cranidium et thorax antérieur, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Protolenidae.

Strenuella strenua (Billings, 1874)

1949. — L. Neltner et N. Poctey : 67, pl. V, fig. 9.

N° IPM R 50804 : Coll. Neltner G 235. Deux spécimens — portés par le même échantillon — figurés pl. V, fig. 9 (photo) : cranidia l'un face ventrale, l'autre face dorsale, en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae. Espèce appartenant au sous-genre *Comluella* (« Treatise on Invertebrate Paleontology », 1959, part O, Arthropoda 1 : O 207).

Remarque. — Le spécimen vu en face dorsale a été choisi comme holotype de *Comluella amouslekensis* Hupé, 1953 (fig. 56 (14) et pl. XI, fig. 6).

Pararedlichia subtransversa Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 165, fig. 36 (14) et 37 (A), pl. IX, fig. 5.

N° IPM R 50909 : Coll. Abadie G 227. Holotype schématisé fig. 36 (14) et 37 (A), photographié pl. IX, fig. 5 : cranidium incomplet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Redlichiidae.

Fallotaspis tazemmourtensis Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 127-128, fig. 16-17 et 20, pl. I, fig. 1-8, pl. II, fig. 5.

N° IPM R 50910 : Coll. Abadie G 32. Holotype schématisé fig. 16, 17 et 20, photographié pl. I, fig. 1 : céphalon, premiers segments thoraciques et fragment du rostrum en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

N° IPM R 50911 : Coll. Abadie G 36. Paratype représenté par les schémas fig. 16-17 et 20 et les photographies pl. I, fig. 3 et 5 du moulage de l'échantillon : céphalon en assez bon état montrant le tracé de la suture préoculaire ankylosée. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Callavia termieri Neltner et Poctey, 1950

1950. — L. Neltner et N. Poctey : 71-74, pl. I, fig. 1-6, pl. II, fig. 1-2.

N° IPM R 50912 : Coll. Neltner G 57. Syntype photographié pl. I, fig. 4 : céphalon en assez bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Remarque. — Hupé (1953) attribue ce spécimen à l'espèce *Longianda termieri* (Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Saukiandidae) qu'il vient de créer.

Longianda termieri Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 202, fig. 36 (20), pl. VIII, fig. 1, 2 et 8, pl. IX, fig. 1.

N° IPM R 50913 : Coll. Bondon G 68. Holotype représenté par un schéma fig. 36 (20) et une photo pl. VIII, fig. 2 : céphalon incomplet et premiers segments thoraciques, en bon état. Provenance ; Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Saukiandidae. Hupé fonde cette espèce sur plusieurs spécimens dont trois syntypes de *Callavia termieri* Neltner et Poctey, 1949.

Remarque. — Le spécimen holotype de *Longianda termieri*, quoi qu'en dise Henningsmoen (1958), ne provient pas de la série-type de *Callavia termieri.*

Neltneria termieri Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 134-135, pl. IV, fig. 7.

N° IPM R 50914 : Coll. Abadie G 47. Holotype photographié pl. IV, fig. 7 : spécimen complet en bon état. Provenance Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Kingaspis (Kingaspidoides) triangularis Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 257, fig. 56 (18), pl. XI, fig. 5, 18 et 14 ?

Nos IPM R 50915 et *IPM R 50916* : Coll. Bondon G 120 et G 124. Holotype et paratype schématisés fig. 56 (18), photographiés respectivement pl. XI, fig. 18 et pl. XI, fig. 5 : cranidia incomplets en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Ourika n'Ouarmast, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Ellipsocephalacea, Ellipsocephalidae.

Acidaspis tuberculata Conrad var. **chacaltayana** Kozlowski, 1923

1923. — R. Kozlowski : 58-59, pl. V, fig. 13-14.

No IPM R 50917 : Coll. Kozlowski. Spécimen figuré pl. V, fig. 13 (photo de la contre-empreinte) : moule externe de la partie supérieure d'un individu presque entier, en bon état. Provenance : Dévonien de Chacaltaya, Bolivie.

Position systématique. — Odontopleurida, Odontopleuridae. En 1968, Wolfart propose que cette variété devienne l'espèce *Leonaspis* (*Leonaspis* ?) *chacaltayana*.

Bondonella typica Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 136-137, fig. 27, pl. IV, fig. 2-5 et 12, pl. XI, fig. 27.

No IPM R 50865 : Coll. Neltner G 45. Holotype schématisé fig. 27, photographié pl. IV, fig. 2 : spécimen complet en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

No IPM R 50918 : Coll. Neltner G 190 et G 191 (un échantillon porteur de deux spécimens). Paratypes représentés par le schéma fig. 27 et la photo de leur moulage respectif, pl. IV, fig. 12 et pl. IV, fig. 5 : céphalon et partie antérieure du thorax (G 190) spécimen presque complet (G 191), en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Remarque. — Premier spécimen (IPM R 50865) choisi comme syntype de *Wanneria jacqueti* Neltner et Poctey, 1949 (pl. VI, fig. 1).

Fallotaspis typica Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 131-132, fig. 19, pl. II, fig. 2 et 7, pl. III, fig. 5-7.

N° IPM R 50919 : Coll. Abadie G 26. Holotype schématisé fig. 19, photographié pl. II, fig. 2 : céphalon et thorax antérieur en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de Tazemmourt, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Olenellina, Olenellidae.

Resserops (Richterops) uncioculatus Hupé, 1953

1953. — P. Hupé : 177, fig. 36 (7) et 40 (7), pl. V, fig. 19 ? et 22 ?, pl. VI, fig. 5.

N° IPM R 50920 : Coll. Abadie G 201. Holotype schématisé fig. 36 (7) et 40 (7), photographié pl. VI, fig. 5 : cranidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur d'Amouslek, Maroc.

Position systématique. — Redlichiida, Redlichiina, Redlichiacea, Neoredlichiidae.

Acaste verneuili (d'Orbigny, 1842)

1923. — R. Kozlowski : 48-49, pl. IV, fig. 1-6.

N° IPM R 50922 : Coll. Dereims. Spécimen figuré constitué de deux pièces, le spécimen proprement dit (photographié pl. IV, fig. 1 et 1a) et le moule externe de sa face supérieure (non figuré) : individu complet en bon état. Provenance : Dévonien de Totora, Bolivie.

N° IPM R 50923 : Coll. Dereims. Spécimen figuré pl. IV, fig. 2 (photo) : individu entier enroulé en bon état. Provenance : Dévonien de Padilla, Bolivie.

N° IPM R 50924 : Coll. Dereims. Spécimen figuré pl. IV, fig. 3 (photo) : céphalon et une partie du thorax, en bon état. Provenance : Dévonien de Patacamaya, Bolivie.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans le genre *Acastoides* Delo, 1935.

Calymene verneuilii d'Orbigny, 1842

[L'ouvrage de d'Orbigny propose trois orthographes pour cette espèce dédiée à Verneuil : *C. verneuilii* (dans le texte), *C. verneuillei* (dans l'index) et *C. verneuillu* (dans la légende de la planche).]

1842. — A. d'Orbigny : 31-32, pl. I, fig. 4-5.

N° IPM R 50921 : Coll. d'Orbigny. Holotype représenté pl. I, fig. 4-5 (dessins) : individu entier partiellement enroulé, en bon état. Provenance : Dévonien de Bolivie (sans plus de précision).

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea, Calmoniidae. Espèce rangée dans le genre *Acastoides* Delo, 1935.

Crypheus sp. α Kozlowski, 1913 [recte *Cryphaeus* sp. α]

1913. — R. Kozlowski : 15, pl. III, fig. 5-5a.

N° IPM R 50925 : Coll. Lombard. Spécimen figuré pl. III, fig. 5-5a (photos) : pygidium et thorax incomplet, en bon état. Provenance : Dévonien de l'État de Parana, Brésil.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea.

Remarque. — Kozlowski (1923) attribue ce spécimen à l'espèce *Metacryphaeus australis* (Clarke, 1913).

Crypheus sp. β Kozlowski, 1913 [recte *Cryphaeus* sp. β]

1913. — R. Kozlowski : 16, pl. III, fig. 6.

N° IPM R 50926 : Coll. Lombard. Spécimen figuré pl. III, fig. 6 (photo) : céphalon dans un état de conservation moyen. Provenance : Dévonien de l'État de Parana, Brésil.

Position systématique. — Phacopida, Phacopina, Dalmanitacea.

Remarque. — Spécimen attribué au genre *Metacryphaeus* (cf. Eldredge et Ormiston, 1979).

Homalonotus sp. Kozlowski, 1913

1913. — R. Kozlowski : 13-14, pl. III, fig. 8-9.

N^os IPM R 50927 et *IPM R 50928* : Coll. Lombard. Spécimens figurés respectivement pl. III, fig. 8 et pl. III, fig. 9 (photos) : céphalon pour le premier, segments thoraciques pour le second, en bon état. Provenance : Dévonien de l'État de Parana, Brésil.

Position systématique. — Phacopida, Calymenina, Homalonotidae.

Remarque. — D'après Wolfart (1968), ces spécimens présentent des affinités avec *Burmeisteria* (*Digonus*) *noticus* (Clarke, 1913).

Macropyge ? sp. Termier et Termier, 1950

1950. — G. Termier et H. Termier : pl. CLXXXVI, fig. 25-26.

N° IPM R 50929 : Coll. Bondon G 83. Spécimen figuré pl. CLXXXVI, fig. 26 (schéma) : fragment de pygidium en bon état. Provenance : Cambrien inférieur de l'Issafène, Maroc.

Position systématique. — Ptychopariida, Ptychopariina, Remopleuridacea, Remopleurididae.

Remarque. — Spécimen rangé dans le genre *Gigantopygus* par Hupé (1953).

Moulages de Types et Figurés

L'Institut de Paléontologie du Muséum possède, en plus du matériel désigné ci-dessus, un certain nombre de moulages, notamment ceux qui correspondent à l'essentiel des spécimens décrits respectivement par Hupé (1953) et par Kobayashi (1933 et 1935).

Remerciements

J'adresse mes vifs remerciements à P. Morzadec et J.-L. Henry de l'Université de Rennes (Laboratoire de Stratigraphie et Paléontologie) pour leur lecture critique de mon manuscrit et à O. Poncy qui me l'a dactylographié.

Index par ordre alphabétique de genres

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bigot, A., 1888. — Note sur les *Homalonotus* des grès siluriens de Normandie. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3e sér., **16** : 419-435, 3 pl.

Courty, G., 1907. — Explorations géologiques dans l'Amérique du Sud, suivi de tableaux météorologiques. Mission scientifique G. de Créqui-Montfort et E. Sénéchal de la Grange. Imprimerie nationale, Paris : 208 p., 8 pl., bibl.

Delo, D., 1935. — A revision of the Phacopid Trilobites. *J. Paleont.*, **9** (5) : 402-420, 45 fig.

ELDREDGE, N., 1972. — Morphology and relationships of *Bouleia* Kozlowski, 1923 (Trilobita, Calmoniidae). *J. Paleont.*, **46** : 140-151.

ELDREDGE, N., et L. BRANISA, 1980. — Calmoniid Trilobites of the lower devonian Scaphiocoelia zone of Bolivia, with remarks on related species. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **165**, article 2 : 183-289, 39 fig.

ELDREDGE, N., et A. ORMISTON, 1979. — Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm. *In* Boucot, Arthur J., and Jane Gray (eds.), Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment. Proceedings of the thirty-seven animal biology colloquium and selected papers. Oregon State Univ. Press, Corvallis, 147-167.

HENNINGSMOEN, G., 1958. — Los Trilobites de las capas de Saukianda, Cambrico inferior, en Andalucia. *Estudios geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada*, **14** (35-36) (1957) : 251-271, 4 pl., 1 fig.

HENRY, J.-L., 1980. — Trilobites ordoviciens du Massif armoricain. *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, **22** : 1-250, 48 pl.

HUPÉ, P., 1953. — Contribution à l'étude des Trilobites du Maroc. *In* Contribution à l'étude du Cambrien inférieur et du Précambrien III de l'anti-atlas marocain. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, (103) (1952) : 41-296, 11 pl., 67 fig., 4 tabl.

KOBAYASHI, T., 1933. — Upper Cambrian of the Wuhutsui Basin Liaotung, with special reference to the limit of the Chaumitian (or Upper Cambrian) of Eastern Asia, and its subdivision. *Jap. J. Geol. Geogr.*, **11** (1-2) : 55-155, 7 pl.

— 1935. — The Cambro-Ordovician Formations and Faunas of South Chosen. Paleontology. Part. III. Cambrian Faunas of South Chosen with a special study on the Cambrian Trilobite genera and families. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.*, sect. 2, **4** (pt. 2) : 49-344, 24 pl.

KOZLOWSKI, R., 1913. — Fossiles dévoniens du Parana (Brésil). *Annls Paléont.*, **8** (3-4) : 105-123, 3 pl.

— 1923. — Faune dévonienne de Bolivie. *Annls Paléont.*, **12** : 1-112, 10 pl.

NELTNER, L., 1938. — Études géologiques dans le Sud marocain (Haut-Atlas et Anti-Atlas). *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, (42) : 1-298, 14 pl., 3 cartes.

NELTNER, L., et N. POCTEY, 1949. — Quelques faunes géorgiennes du Maroc. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, (74) : 53-83, 5 fig., 7 pl.

ORBIGNY, A. D'., 1842. — Voyage dans l'Amérique méridionale exécuté pendant les années 1826 à 1833. 3 (4).

TERMIER, H., et G. TERMIER, 1950. — Paléontologie marocaine. II, Invertébrés de l'ère primaire. Fasc. IV, Annélides, Arthropodes, Echinodermes, Conularides, Graptolithes. *Notes Mém. Serv. Mines Carte géol. Maroc*, (79) : 1-279, 58 pl.

Treatise on Invertebrate Paleontology, 1959. — Dir. et ed. R. C. MOORE, Part O, Arthropoda 1.

WOLFART, R., 1968. — Die Trilobiten aus dem Devon Boliviens und ihre Bedeutung für Stratigraphie und Tiergeographie. *Beih. geol. Jb.*, **74** : 1-200, 29 pl., 8 fig. [rés. Fr., Ang., Esp.].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, n° 1 : 33-58.

Fossil Marsupialia in the Muséum national d'Histoire naturelle collected by André Tournouër from Patagonia, southern Argentina

by Larry G. Marshall, Christian de Muizon and Robert Hoffstetter

Résumé. — Les marsupiaux fossiles de Patagonie argentine récoltés par André Tournouër au début du siècle sont ici identifiés et énumérés. La collection comprend 64 spécimens provenant de niveaux d'âge casamayorien (Éocène inférieur), deséadien [Oligocène inférieur (et moyen ?)], colhuéhuapien (Oligocène supérieur) et santacruzien (Miocène inférieur). Ces spécimens représentent 23 espèces, réparties en 17 genres, 5 familles et 4 superfamilles. Parmi ce matériel se trouvent les types de deux espèces (*Eomicrobiotherium gaudryi* et *Caroloameghinia intermedia*). Certains spécimens constituent les premiers témoins de la présence en Patagonie de cf. *Sallacyon hoffstetteri* et *Palaeothentes boliviensis* et d'autres, une importante contribution à la connaissance de *Pseudothylacynus rectus*, *Peratherentes pungens*, *Palaeothentes intermedius* et *Abderites meridionalis*.

Resumen. — Los marsupiales fósiles de Patagonia argentina colectados por André Tournouër en el principio del siglo están aqui identificados y listeados. La colección incluye 64 especímenes procedentes de niveles de edad casamayorense (Eoceno inferior), deseadense [Oligoceno inferior (y medio ?)], colhuehuapense (Oligoceno superior) y santacrucense (Mioceno inferior). Estos especímenes representan 23 especies repartidas en 17 géneros, 5 famillias y 4 superfamilias. En este material se encuentran los tipos de dos especies (*Eomicrobiotherium gaudryi* y *Caroloameghinia intermedia*). Algunos especímenes constituyen la primera indicación de la presencia en Patagonia de cf. *Sallacyon hoffstetteri* y *Palaeothentes boliviensis* y otros, una importante contribución al conocimiento de *Pseudothylacynus rectus*, *Peratherentes pungens*, *Palaeothentes intermedius* y *Abderites meridionalis*.

Abstract. — The fossil Marsupialia from Patagonia, southern Argentina collected by André Tournouër at the turn of the century are identified and listed. Included are 64 specimens from rocks of Casamayoran (early Eocene), Deseadan [early (and middle ?) Oligocene], Colhuehuapian (late Oligocene) and Santacrucian (early Miocene) age. These specimens represent 23 species placed in 17 genera, 5 families, and 4 superfamilies. Among these specimens are types of two species (*Eomicrobiotherium gaudryi* and *Caroloameghinia intermedia*) ; specimens representing the first records of cf. *Sallacyon hoffstetteri* and *Palaeothentes boliviensis* in Patagonia ; and important specimens of *Pseudothylacynus rectus*, *Peratherentes pungens*, *Palaeothentes intermedius*, and *Abderites meridionalis*.

L. G. Marshall, *Department of Geosciences, The University of Arizona, Tucson, Arizona 85721, United States.*
C. de Muizon and R. Hoffstetter, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, LA 12 CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

André Tournouër made five fossil collecting expeditions to Patagonia, southern Argentina beginning in 1898. During these trips he amassed impressive collections from

marine and non-marine rocks of Tertiary Age. He sent these fossils to Albert GAUDRY at the Muséum national d'Histoire naturelle in Paris. TOURNOUËR (1902*a*, *b*, 1903) published short accounts of his work in Patagonia, providing maps and stratigraphic sections of the localities he visited and tentative lists of the faunas he collected. Subsequent workers have studied and published on various specimens or groups from this collection (GAUDRY, 1904, 1906*a*, 1906*b*, 1908, 1909; HOFFSTETTER, 1956; SIMPSON, 1964).

In this paper we identify and list marsupial mammals in the Muséum national d'His-

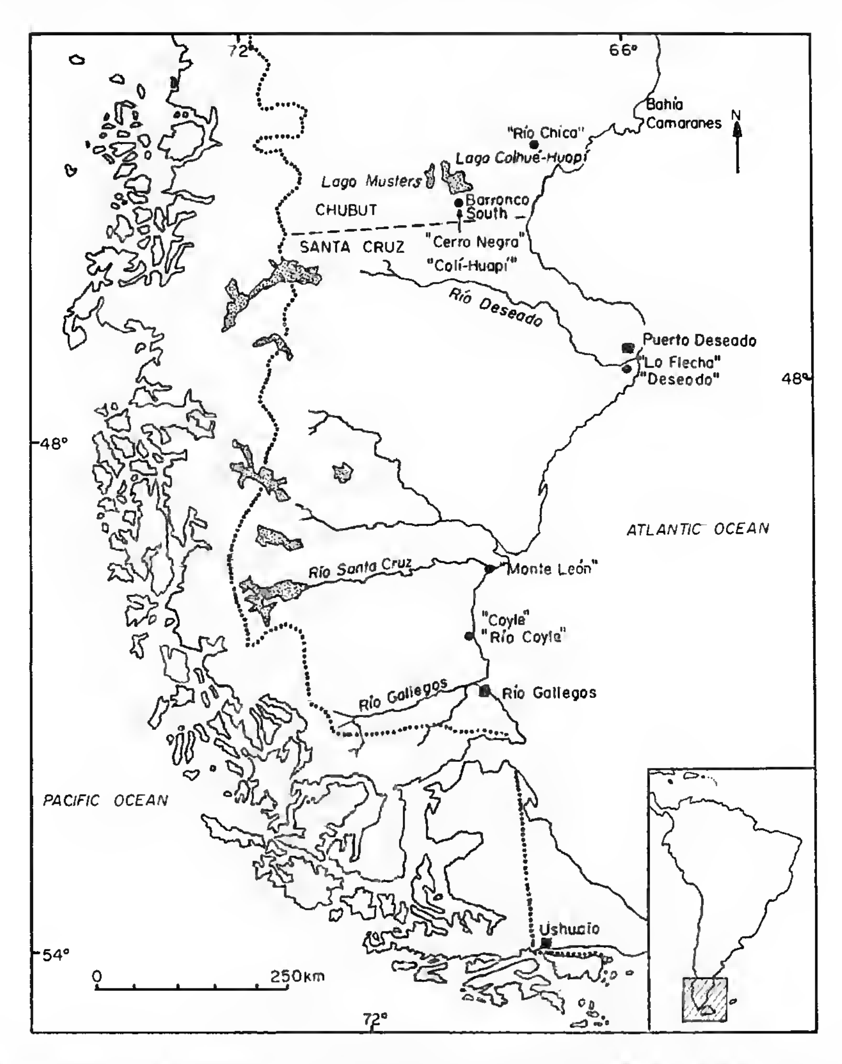


FIG. 1. — Map of Patagonia, southern Argentina, showing the four main localities from which André TOURNOUËR collected fossil marsupials. From the Great Barranca he collected Casamayoran (early Eocene) and Colhuehuapian (late Oligocene) age faunas, from La Flecha came a Deseadan [early (and middle ?) Oligocene age fauna], and from Monte León and Rio Coyle came Santacrucian (early Miocene) age faunas.

toire naturelle collected by TOURNOUËR from Patagonia. This collection includes 64 specimens from five localities (fig. 1). Four land mammal age faunas are represented, which are (from oldest to youngest) the Casamayoran (early Eocene), Deseadan [early (and middle ?) Oligocene], Colhuehuapian (late Oligocene), and Santacrucian (early Miocene). The chronology and use of these South American land mammal ages follows MARSHALL (1982*c*), PETTER and HOFFSTETTER (1983) and MARSHALL *et al.* (1983), and the supra-generic classification of marsupials follows MARSHALL (1982*d*).

Abbreviations

ca : approximate measurement ; C : canine ; I : incisor ; L : length ; M. : molar ; mm : millimeters ; n : number of specimens ; P : premolar ; W : width.

AMNH : American Museum of Natural History, New York.
FMNH : Field Museum of Natural History, Chicago.
GEOBOL : Servicio Geológico de Bolivia, La Paz.
MACN : Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires.
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
PU : Princeton University, Princeton, New Jersey.

SYSTEMATICS

I. CASAMAYORAN (EARLY EOCENE)

Sixteen of the marsupial specimens, representing six species, were collected by TOURNOUËR from his "Cerro Negro" locality. As noted by SIMPSON (1964) this level is from the base of the Barranca just south of Lago Colhué-Huapí, southcentral Chubut Province (fig. 1). The 17th Casamayoran specimen (MNHN CAS 31, referrable to *Polydolops serra*, see below) is probably from at or near Loc. 9 of SIMPSON (1948, fig. 1).

Superfamily DIDELPHOIDEA (Gray, 1821) Osborn, 1910

Family DIDELPHIDAE Gray, 1821

Subfamily DIDELPHINAE (Gray, 1821) Simpson, 1927

Genus **EOMICROBIOTHERIUM** Marshall, 1982*a*

Eomicrobiotherium gaudryi (Simpson, 1964) Marshall, 1982*a*

This species is represented by two specimens : MNHN CAS 21, a partial right mandible with roots of P_3, and with M_{1-2} complete ; and MNHN CAS 22, a partial left mandible with roots of P_{1-2} and M_{1-2}, and with P_3 complete and M_3 missing posterolingual corner

(*i.e.* entoconid and hypoconulid) of talonid. The species *gaudryi* was proposed by Simpson (1964 : 7) on the basis of these specimens and was tentatively referred by him to *Coona*, a genus which he erected in 1938. Simpson (1964 : 7) listed these specimens as "Colección Tournouër, nº 1". He suggested that they were possibly associated and therefore of the same individual, but cautioned that if they should prove to be of different individuals the one of the right side with M_{1-2} should be taken as the type. Both specimens were figured by Simpson in 1964 (his fig. 1) and in 1967 (his fig. 1, p. 7). Measurements are given by Simpson (1964, 1967) and Marshall (1982*a*).

Marshall (1982*a* : 58) made the species *gaudryi* the type of a new genus, *Eomicrobiotherium* and restricted *Coona* to its type species, *C. pattersoni* Simpson, 1938. Marshall figured the right mandible with M_{1-2} (as MNHN Tournouër Collection No. 1a) in his fig. 25, and the left mandible (as MNHN Tournouër Collection No. 1b) in his fig. 26. The M_3 of MNHN CAS 22 was complete when the specimen was studied and figured by Simpson (1964 : 7, fig. 1), but had the posterolingual corner missing when it was studied and figured by Marshall (1982*a*, fig. 26).

From restudying these specimens we conclude, based on two facts, that they represent different individuals. First, there is no label with the specimens indicating that they were found in direct association. Second, and most important, the labial side of the talonid of the M_3 of MNHN CAS 22 is lower than the same area on M_{1-2} of MNHN CAS 21, indicating different stages of occlusal wear and hence that they are not of the same individual. Accordingly, we follow Simpson's recommendation and select MNHN CAS 21 as the lectotype of *Eomicrobiotherium gaudryi* and refer MNHN CAS 22 to that species.

Subfamily Caroloameghininae (Ameghino, 1901) Clemens, 1966

Genus **CAROLOAMEGHINIA** Ameghino, 1901

Caroloameghinia mater Ameghino, 1901

Simpson (1964 : 8) referred four isolated apparently unassociated lower molars to *Caroloameghinia mater*. He numbered them Tournouër Collection Nº 4 (*sic*) a-d, and later (1967 : 8) as Nº 2a-d. The latter is correct. These specimens (from a to d of Simpson) have the following MNHN catalogue numbers : CAS 25, a worn right M_1 broken between trigonid and talonid ; CAS 24, a worn right M_2 ; CAS 26, a left M_2 and ; CAS 23, a partial left mandible with worn M_4. These specimens compare perfectly in size and structure with more complete specimens listed by Marshall (1982*e* : 713). Measurements include ; CAS 25, L = 3.9 mm, W = 2.3 mm ; CAS 24, L = 4.0 mm, W = 2.7 mm ; CAS 26, L = 4.0 mm, W = 2.8 mm ; CAS 23, L = 4.2 mm, W = 2.5 mm.

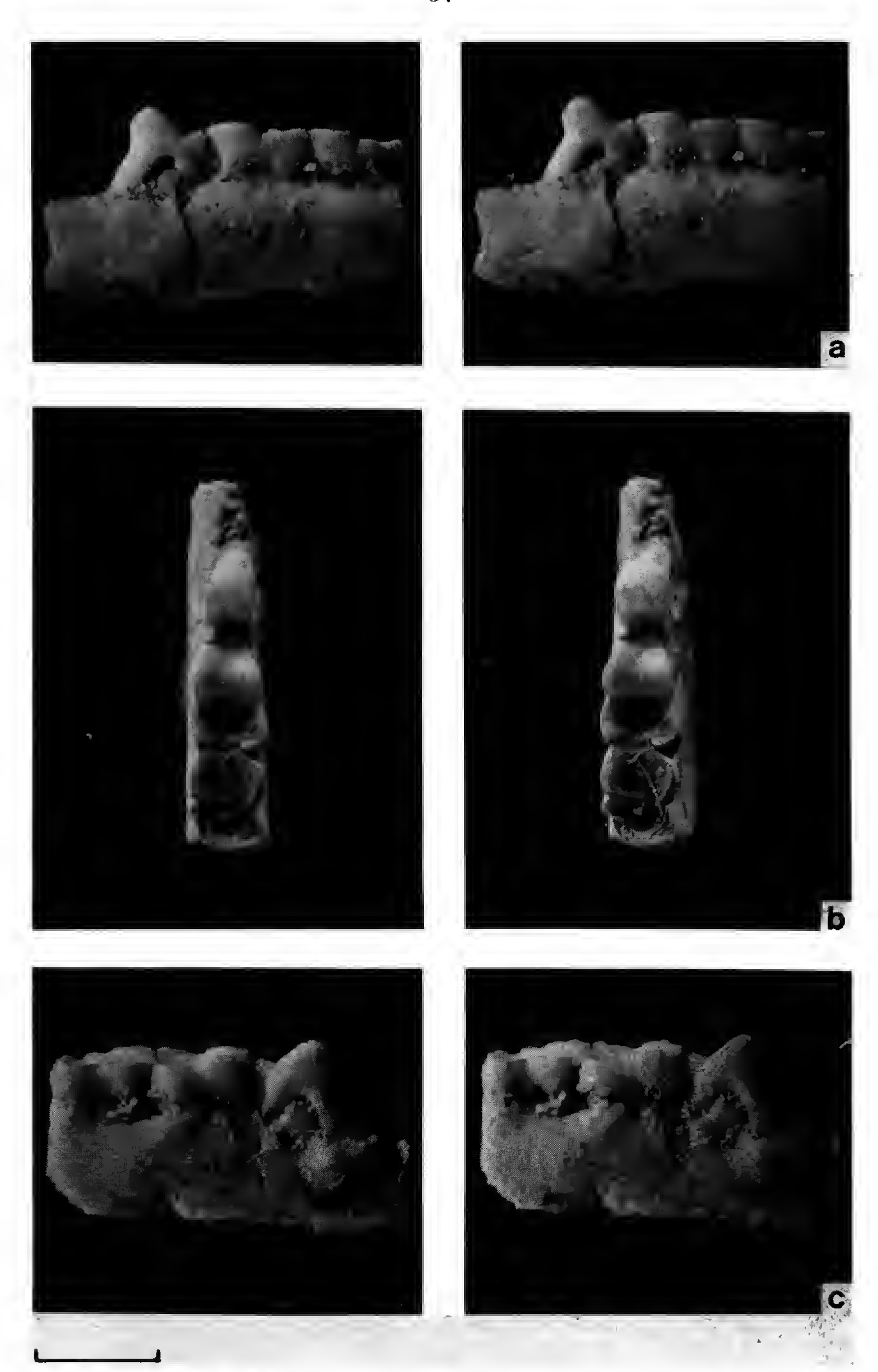


Fig. 2. — *Caroloameghinia intermedia* nov. sp. MNHN CAS 27 (type), a partial right mandible with worn P_3-M_2 : a, lingual ; b, occlusal ; c, labial views. Scale = 3 mm.

Caroloameghinia intermedia nov. sp.

ETYMOLOGY : *intermedia*, in reference to the intermediate size of this species between the other two known species of *Caroloameghinia*, *C. mater* and *C. tenuis*.

TYPE : MNHN CAS 27, a partial right mandible with worn P_3-M_2 (fig. 2).

DIAGNOSIS : P_3 less bulbous than in *C. mater* ; in comparable linear tooth dimensions *intermedia* averages 20 % smaller than *mater* and 20 % larger (by inference from differences between *mater* and *tenuis*) than *tenuis*.

This specimen was not discussed by SIMPSON (1964). The P_3 is structurally similar to, but is more gracile than the same tooth in *Caroloameghinia mater* (*i.e.* it is nearly as high as the M_1 trigonid in unworn teeth, is broad for its length, the tip of the cusp is located toward the anterior part of the tooth, the basal part is bulbous, and there is a broad posterobasal heel). The molars, although heavily worn, apparently had trigonids and talonids of subequal height in unworn teeth, and in occlusal view relative shape compares closely with molars of *C. mater* (fig. 2).

Measurements include : P_3 L = 2.0 mm, W = 1.3 mm ; M_1 L = 2.7 mm, W = 2.0 mm ; M_2 L = 3.0 mm, W = 2.1 mm. These six dimensions average 20 % smaller than those of the same average dimension of a sample of *C. mater* given by MARSHALL (1982*e* : 712, table 1). The other species of *Caroloameghinia*, *C. tenuis* Ameghino, 1901, is known only from a left maxilla with M^{1-4} (MACN 10345, type) and an isolated right M^3 (AMNH 28928). In four measurements (M^2 L, W ; M^3 L, W) MACN 10345 averages 40 % smaller than comparable dimensions of *C. mater* listed in MARSHALL (1982*e*, table 1). Thus, if the average size differences of the lower molars of *C. intermedia* and *C. mater* can be used as a gauge of average size differences of upper molars of *C. intermedia* and *C. tenuis*, then *tenuis* averages about 20 % smaller than *intermedia*.

Superfamily POLYDOLOPOIDEA (Ameghino, 1897) Clemens & Marshall, 1976

Family POLYDOLOPIDAE Ameghino, 1897

Genus **POLYDOLOPS** Ameghino, 1897

Polydolops thomasi Ameghino, 1897

SIMPSON (1964 : 9 ; as specimen " ejemplar nº 3 de la colección Tournouër ") recorded one specimen (MNHN CAS 29), a partial left mandible with worn M_2 and alveoli of M_1 and M_3, referrable to *Polydolops thomasi*. Six additional specimens in the TOURNOUËR collection are referrable to this species : MNHN CAS 61, a partial left mandible with M_{1-2} ; CAS 62, a partial right mandible with M_1 (missing anterior tip) and M_2 present, and an

apparently associated P_3; CAS 65, an isolated left M_1; CAS 66, an isolated right M^1; CAS 67, an isolated left M^2; and CAS 68, an isolated left M^1. Measurements of these specimens are given in table 1 and are comparable with the large sample ($n = 24$, including CAS 29) of this species studied by MARSHALL (1982*b*, Appendix 5).

Polydolops serra Ameghino, 1902*a*

This species is represented by two specimens : MNHN CAS 31, a partial left mandible with alveoli of M_1, and M_{2-3} complete ; and CAS 63, a partial right mandible with M_{1-2}. Measurements of these specimens are given in table 1 and are comparable with those of other specimens reviewed in MARSHALL (1982*b* : 25, Appendix 2).

MNHN CAS 63 is from " Cerro Negro " (see above). MNHN CAS 31 was in a box with a label reading " Río Chico, Rive gauche, en face de Camarones, Notostylopéen ". The original maps of TOURNOUËR, in the MNHN, clearly show that he did not collect from the left side of the Río Chico del Chubut, but did so only on the right side. In fact, his field locality 5 is on the right side near Cabeza Blanca almost directly due west of Bahía Camarones. This locality is apparently near or is the same as Loc. 9 of SIMPSON (1948 : 28, fig. 1) from which Casamayoran age faunas are known.

TABLE 1. — Measurements of cheek teeth of Polydolopidae collected by TOURNOUËR from Patagonia.

MNHN specimens	P3		M1		M2		M3	
	L	W	L	W	L	W	L	W
UPPER CHEEK TEETH								
Polydolops thomasi								
CAS 66	...	...	4.2	4,1	...	...	...	...
CAS 67	...	...	...	...	3.6	3.7	...	...
CAS 68	...	...	4.6	4.1	...	...	...	...
LOWER CHEEK TEETH								
Polydolops thomasi								
CAS 29	...	...	...	...	3.8	3.1	...	...
CAS 61	...	...	4.0	3.2	3.6	3.1	...	...
CAS 62	5.0	4.1	...	3.1	3.9	3.0	...	...
CAS 65	...	...	5.2	3.6	...	...	...	...
Polydolops serra								
CAS 31	...	...	...	...	2.9	2.5	2.9	2.0
CAS 63	...	...	3.5	2.8	3.0	2.7	...	...

Genus **EUDOLOPS** Ameghino, 1897

Eudolops tetragonus Ameghino, 1897

This species is represented by a single specimen (MNHN CAS 28) which is apparently the talonid of a left M_1. There are three large labial cusps (the posterior most is slightly lingual to the anterior two) and a large lingual cusp. A weak ridge connects the lingual cusp with the middle labial cusp across the deep talonid basin with moderately wrinkled enamel. The specimen measures $L = 3.8$ mm, compared with two specimens measuring $L = 3.7$ mm listed by Marshall (1982*b* : 100, Appendix 9).

II. Deseadan [early (and middle ?) Oligocene]

The three specimens, representing two species, were collected by Tournouër from " Deseado " or La Flecha, the type locality of the Deseado Formation and for the Deseadan land mammal age (see Patterson & Marshall, 1978 : 40). This locality is about 20 km upriver and about 5 km south of the mouth of the Río Deseado, Santa Cruz Province (fig. 1).

Superfamily BORHYAENOIDEA (Ameghino, 1894) Simpson, 1930

Family Borhyaenidae Ameghino, 1894

Subfamily Hathliacyninae (Ameghino, 1894) Kirsch, 1977

Genus **SALLACYON** Villarroel & Marshall, 1982

cf. **Sallacyon hoffstetteri** Villarroel & Marshall, 1982

This genus and species was erected by Villarroel & Marshall (1982 : 205, fig. 4) on a partial right mandible with the greater part of M_2 and M_3 (GEOBOL SAL 539) from the " Estratos Salla " in the Salla-Luribay Basin, Bolivia. Less than a month after the publication of this paper, there appeared the publication of Hoffstetter & Petter (1983 : 207) in which they named *Andinogale sallensis* new genus and new species on a partial skull with most of M^{1-4} (MNHN SAL 92), also from the " Estratos Salla " of Bolivia. *Andinogale sallensis* is clearly a junior synonym of *Sallacyon hoffstetteri* recognized by Petter & Hoffstetter (1983).

Two isolated teeth collected by Tournouër are tentatively referred to *Sallacyon*

hoffstetteri, and if they are of this species they represent the first record of this animal in Patagonia. One specimen, MNHN DES 168, is the greater part of a left M_3 missing the posterior basal edge of the talonid. It measures L = ca 5.4 mm and W = 3.0 mm, and compares in size and structure with the type (GEOBOL SAL 539) figured by VILLARROEL & MARSHALL (1982, fig. 4). The second specimen, MNHN DES 167, is a left M^3. It measures L = 6.8 mm and W = 6.0 mm, and compares well with the M^3 in MNHN SAL 92 which according to HOFFSTETTER & PETTER (1983 : 207) measures L = 6.5 mm and W = 6.3 mm. MNHN DES 167 & 168 are the specimens which TOURNOUËR (1903 : 469) referred to as " un Carnivore didelphe ".

Superfamily CAENOLESTOIDEA (Trouessart, 1898) Osborn, 1910

Family CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898

Subfamily PALAEOTHENTINAE Sinclair, 1906

Genus **PALAEOTHENTES** Ameghino, 1887

Palaeothentes boliviensis Patterson & Marshall, 1978

This species was erected by PATTERSON & MARSHALL (1978 : 83, fig. 19) on a specimen (type, PU 21977, a partial right mandible with P_3-M_1) collected from the " Estratos Salla " of the Salla-Luribay Basin, Bolivia. VILLARROEL & MARSHALL (1982 : 208, figs. 6, 7) described a second and more complete specimen (GEOBOL SAL 621), an associated upper and lower dentition. The genus *Palaeothentes* is reviewed by MARSHALL (1980).

The only palaeothentine of Deseadan Age collected by TOURNOUËR is referrable to *Palaeothentes boliviensis*. The specimen, MNHN DES 166, consists of a partial right mandible with posterior half of P_3 and with M_{1-4} complete (fig. 3). The following measurements are nearly identical to the two Bolivian specimens from Salla-Luribay listed by VILLARROEL & MARSHALL (1982 : 208, table 2) : P_3 W = 2.3 mm ; M_1 L = 5.8 mm, W = 3.1 mm ; M_2 L = 4.2 mm, W = 3.1 mm : M_3 L = 3.0 mm, W = 2.5 mm ; M_4 L = 2.2 mm, W = 1.8 mm ; M_{1-4} L = 15.0 mm. MNHN DES 166 is the first record of this species for Patagonia.

III. COLHUEHUAPIAN (LATE OLIGOCENE)

The six specimens labeled " Coli-Huapi " are from the upper part of the Barranca just south of Lago Colhué-Huapí, southcentral Chubut Province (fig. 1). This is the type locality of the Colhué-Huapí Formation and hence the Colhuehuapian land mammal age.

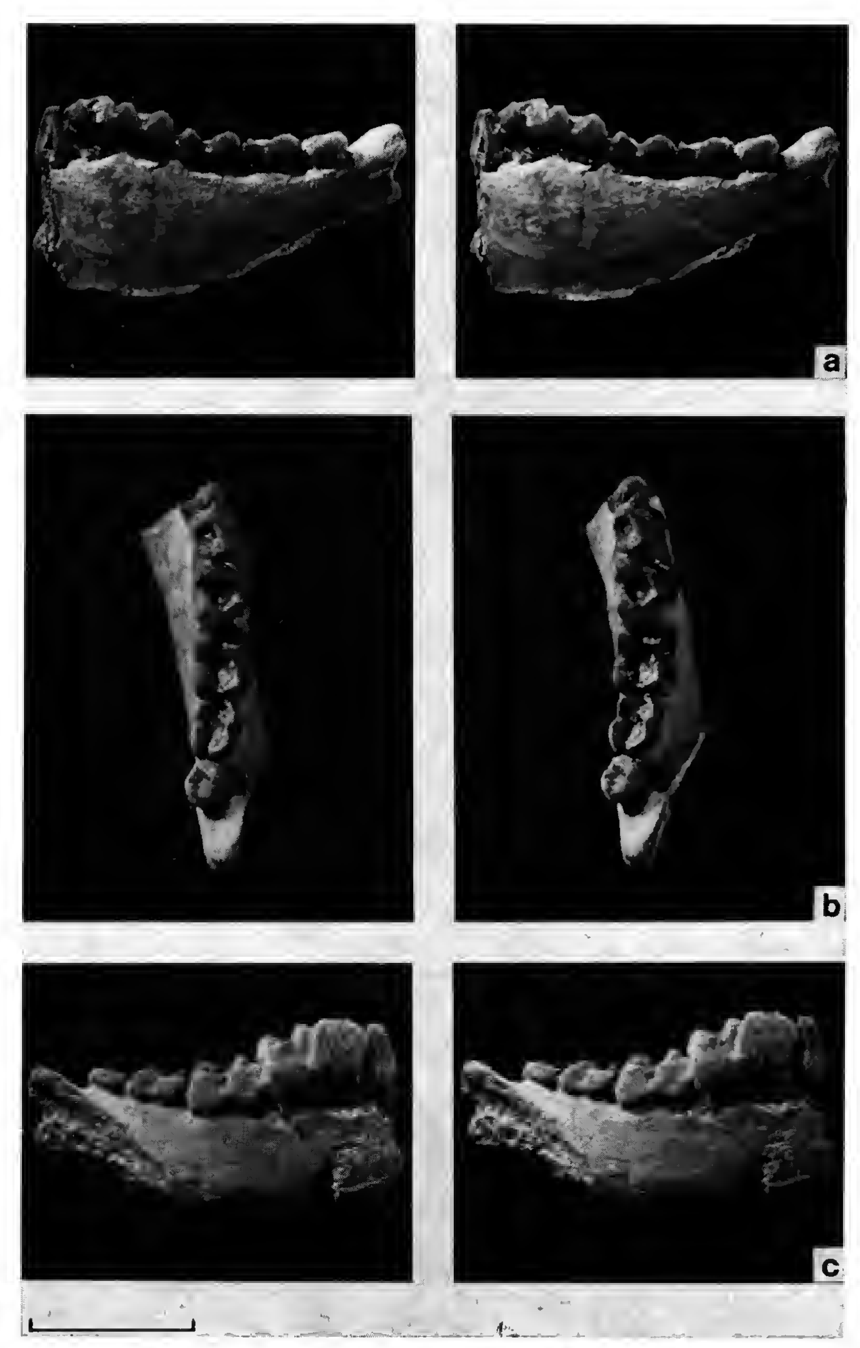


FIG. 3. — *Palaeothentes boliviensis* Patterson & Marshall, 1978. MNHN DES 166, a partial right mandible with posterior half of P_3 and with M_{1-4} complete : a, lingual ; b, occlusal ; c, labial views. Scale = 10 mm.

Superfamily DIDELPHOIDEA (Gray, 1821) Osborn, 1910

Family Didelphidae Gray, 1821

Subfamily Didelphinae (Gray, 1821) Simpson, 1927

Genus **PACHYBIOTHERIUM** Ameghino, 1902*b*

Pachybiotherium acclinum Ameghino, 1902*b*

The single specimen referrable to this species (MNHN COL 123) consists of a partial left mandible with alveoli of I_{1-4}, C, P_{1-2}, roots of P_3, and anterior alveolus of M_1. Measurements include : P_{1-3} L = ca 7.5 mm ; depth of mandible below labial side of M_2 = 6.5 mm, breadth = 3.8 mm.

Pachybiotherium acclinum was previously known from only two specimens, both from the same locality as MNHN COL 123. These include MACN 52-370a (type), a partial left mandible with alveolus of C, roots of P_1 and M_2, anterior root and portion of posterior alveolus of M_4, and with complete P_2-M_1 and M_3 (figured by Marshall, 1982*a* : 62, fig. 28) ; and MACN 52-370b, a partial right mandible with alveoli of C-P_1, roots of P_2, P_3 complete, and anterior alveolus of M_1. A description and measurements of these specimens are provided by Marshall (1982*a* : 63).

Features preserved in MNHN COL 123 include alveoli of four large incisors ; an enormous C set nearly perpendicular in jaw ; P_1 smaller than P_2 and set obliquely in jaw ; P_2 smaller than P_3 and separated from it by a small diastema ; an enormous mental foramen is located below P_{1-2} contact ; ventral edge of jaw is flat to a point below C-P_1 contact then makes sharp angular turn anterodorsally ; symphysis weak, extending to point below C-P_1 contact and occupying anteroventral surface of front of mandible.

Superfamily BORHYAENOIDEA (Ameghino, 1894) Simpson, 1930

Family Borhyaenidae Ameghino, 1894

Subfamily Hathliacyninae (Ameghino, 1894) Kirsch, 1977

Genus **CLADOSICTIS** Ameghino, 1887

Cladosictis centralis Ameghino, 1902

Two specimens collected by Tournouër are referrable to this species. The first, MNHN COL 4, is an associated right mandible with C-M_4 (missing only tip of P_3), and a left mandible with alveolus of C, roots of P_1, and P_2-M_4 complete. This specimen is

described, figured, and measured by MARSHALL (1981 : 73, table 16, figs. 58, 59). The second specimen, MNHN COL 122, is an isolated left M_3 which measures L = 7.5 mm, W = 4.0 mm. These two specimens represent the only lower dentitions known for this species. The type and only other specimen known (MACN 11639) is a partial edentulous cranium figured by MARSHALL (1981 : 73, figs. 56, 57).

Subfamily PROTHYLACYNINAE (Ameghino, 1894) Trouessart, 1898

Genus **PSEUDOTHYLACYNUS** Ameghino, 1902*b*

Pseudothylacynus rectus Ameghino, 1902*b*

One specimen (MNHN COL 5) collected by TOURNOUËR is referrable to *Pseudothylacynus rectus*. It includes a partial left mandible with most of P_3-M_4 (COL 5a), an isolated right M_2 (COL 5b), and an isolated right M_4 (COL 5c) ; all presumably associated and of the same individual. Measurements of COL 5a are given by MARSHALL (1979 : 7, table 1). The M_2 (COL 5b) cannot be located in the MNHN collection. The M_4 (COL 5c) measures L = 12.6 mm, W = 7.6 mm.

The only other specimen of this species known is the type, MACN 52-396, a nearly complete left mandible with P_1-M_4 (figured by MARSHALL, 1979, figs. 1, 2) collected from the Barranca south of Lago Colhué-Huapí.

Subfamily BORHYAENINAE (Ameghino, 1894) Cabrera, 1927

Genus **ACROCYON** Ameghino, 1887

cf. **Acrocyon riggsi** (Sinclair, 1930) Marshall, 1978

An isolated right P^3 (MNHN COL 125) is apparently referrable to this species. It measures L = 9.5 mm, W = 7.3 mm. The tooth is much broader posteriorly than anteriorly, a feature resulting from a prominent posterointernal swelling of the base of the crown. There is a narrow anterolabial basal cingulum and a slightly larger one posterolabially. In size and structure this tooth agrees closely with the P^3 of the type of *Acrocyon riggsi* (FMNH P13433), a partial skull with dentition (see MARSHALL, 1978 : 59, fig. 12, table 12).

Superfamily CAENOLESTOIDEA (Trouessart, 1898) Osborn, 1910

Family Caenolestidae Trouessart, 1898

Subfamily Abderitinae (Ameghino, 1889) Sinclair, 1906

Genus **PARABDERITES** Ameghino, 1902*b*

Parabderites bicrispatus Ameghino, 1902*b*

This species is represented by a single specimen (MNHN COL 124), a partial right mandible with M_2 complete and roots of M_{3-4}. The M_2 mesaures $L = 3.5$ mm, $W = 2.4$ mm, and agrees in size and structure with the type (MACN 52-45) which is described and figured by Marshall (1976*b* : 77, fig. 8).

IV. Santacrucian (early Miocene)

Tournouër collected 38 specimens of marsupial from two localities in the Santa Cruz Formation of southern Santa Cruz Province. These are " Monte León " or " Monte Leone " and " Coyle " or " Río Coyle " or " Río Coylet ", both along the Atlantic coast (fig. 1). Monte León is a round hill just south of the mouth of the Rio Santa Cruz and is conventionally regarded as the nominal type locality for the Santa Cruz Formation and the Santacrucian land mammal age. Coyle or Río Coyle is that area at and near the mouth of the Río Coyle. These and other localities in the Santa Cruz Formation are discussed by Marshall (1976*a*). The marsupials from both localities are distinguished but are discussed together.

Superfamily DIDELPHOIDEA (Gray, 1821) Osborn, 1910

Family Microbiotheriidae Ameghino, 1887

Genus **MICROBIOTHERIUM** Ameghino, 1887

Microbiotherium patagonicum Ameghino, 1887

One specimen (MNHN SCZ 156), a partial left mandible with C-P_3 from Coyle is referrable to this species. P_{1-3} measure 3.1 mm in length. The genus *Microbiotherium* is reviewed by Marshall (1982*a*) and *M. patagonicum* is reviewed on p. 14 of that paper.

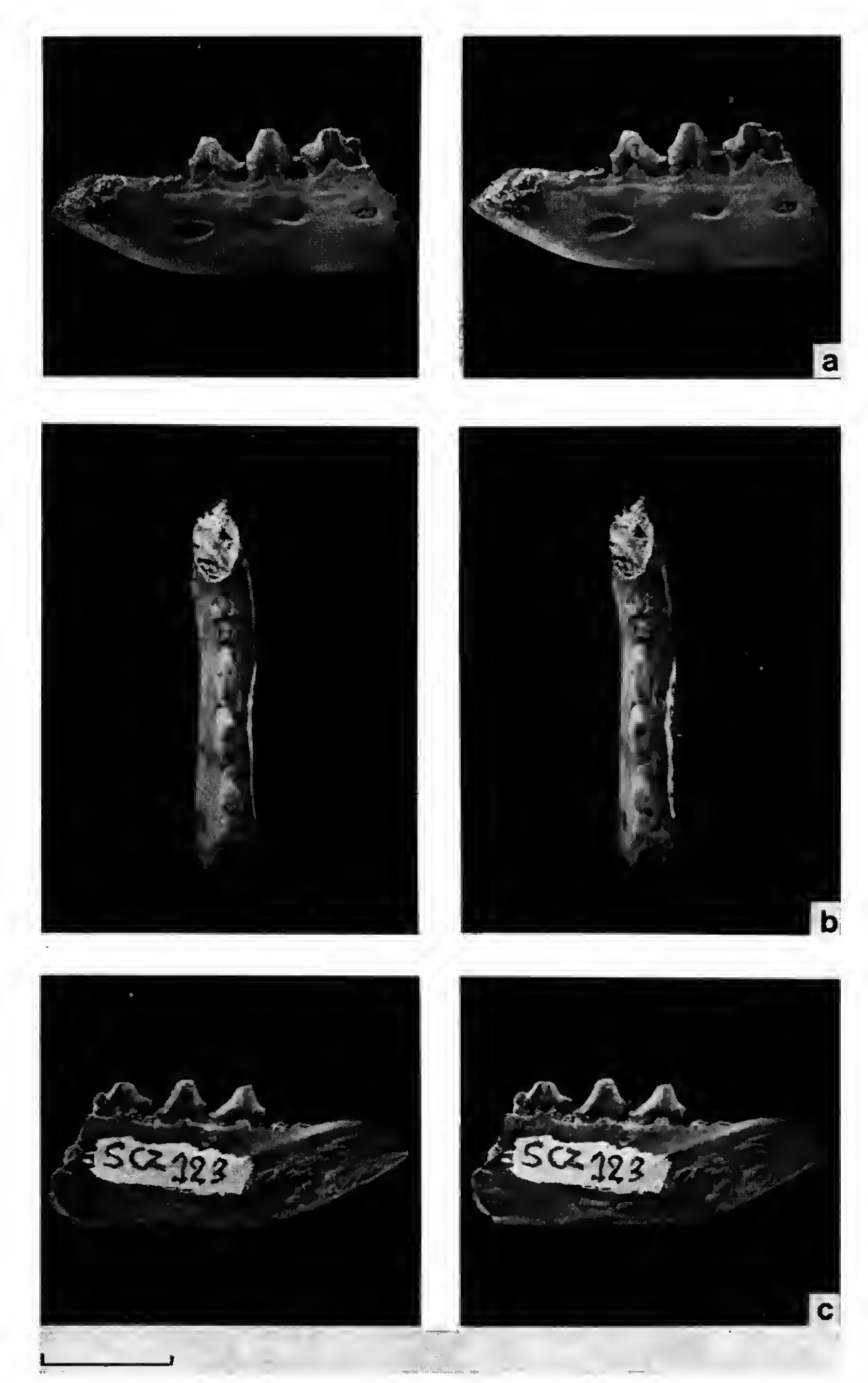


Fig. 4. — *Perathereutes pungens* Ameghino, 1891. MNHN SCZ 123, a partial left mandible with roots of I_{1-3}, C and P_1, and with P_2-M_1 complete : a, labial ; b, occlusal ; c, lingual views. Scale = 10 mm.

Superfamily BORHYAENOIDEA (Ameghino, 1894) Simpson, 1930

Family Borhyaenidae Ameghino, 1894

Subfamily Hathliacyninae (Ameghino, 1894) Kirsch, 1977

Genus **PERATHEREUTES** Ameghino, 1891

Perathereutes pungens Ameghino, 1891

Three specimens from Monte León are referrable to *Perathereutes pungens* : MNHN SCZ 123, a partial left mandible with roots of I_{1-3}, C and P_2, and with P_2-M_1 complete (fig. 4), MNHN SCZ 124, a partial left mandible with base of M_3 and with M_4 complete ; and MNHN SCZ 125, a partial right mandible with talonid of M_1, and M_{2-3} complete (fig. 5).

This species was previously known only by its type (MACN 684), a partial left mandible with alveoli of C, roots of P_{1-3}, and M_{1-4} complete but worn (figured by Marshall, 1981, figs. 19-21) ; and (MACN 8250), a fragment of a right mandible with talonid of M_3, and anterior alveolus and posterior root of M_4. Thus, the MNHN specimens significantly increase knowledge of the dental anatomy of this species providing the first record of the P_{2-3}, and details of unworn M_{2-4}. Measurements of these specimens are given in table 2.

The following features of the MNHN specimens are noteworthy and either complement or supplement the description of this species given by Marshall (1981). The symphysis extends posteriorly to a point below the P_{2-3} contact ; an enormous mental foramen occurs below the P_{1-2} contact, and slightly smaller foramina occur below the posterior roots of P_3 and M_1 ; roots of I_{1-3} are of subequal size ; C is moderately well developed ; P_1 is separated from C by small diastema and is set at slight oblique angle in jaw ; P_1 is smaller than P_2 which in turn is slightly smaller than P_3 ; P_{2-3} have small anterobasal cuspule and larger more distinct posterobasal cusps ; talonid of M_{2-3} distinct and basined, much reduced on M_4.

Genus **SIPALOCYON** Ameghino, 1887

Sipalocyon gracilis Ameghino, 1887

Seven specimens collected by Tournouër are referrable to *Sipalocyon gracilis* : one is from Monte León (MNHN SCZ 122, a partial right maxilla with P^1-M^4), and six are from Río Coyle (MNHN SCZ 148, a partial left maxilla with roots of M^2, and most of M^{3-4} ; MNHN SCZ 149, a partial right ? mandible with C and P_1 ; MNHN SCZ 150, a partial left maxilla with M^{1-2} ; MNHN SCZ 151, an isolated right M^3 ; MNHN SCZ 153, an iso-

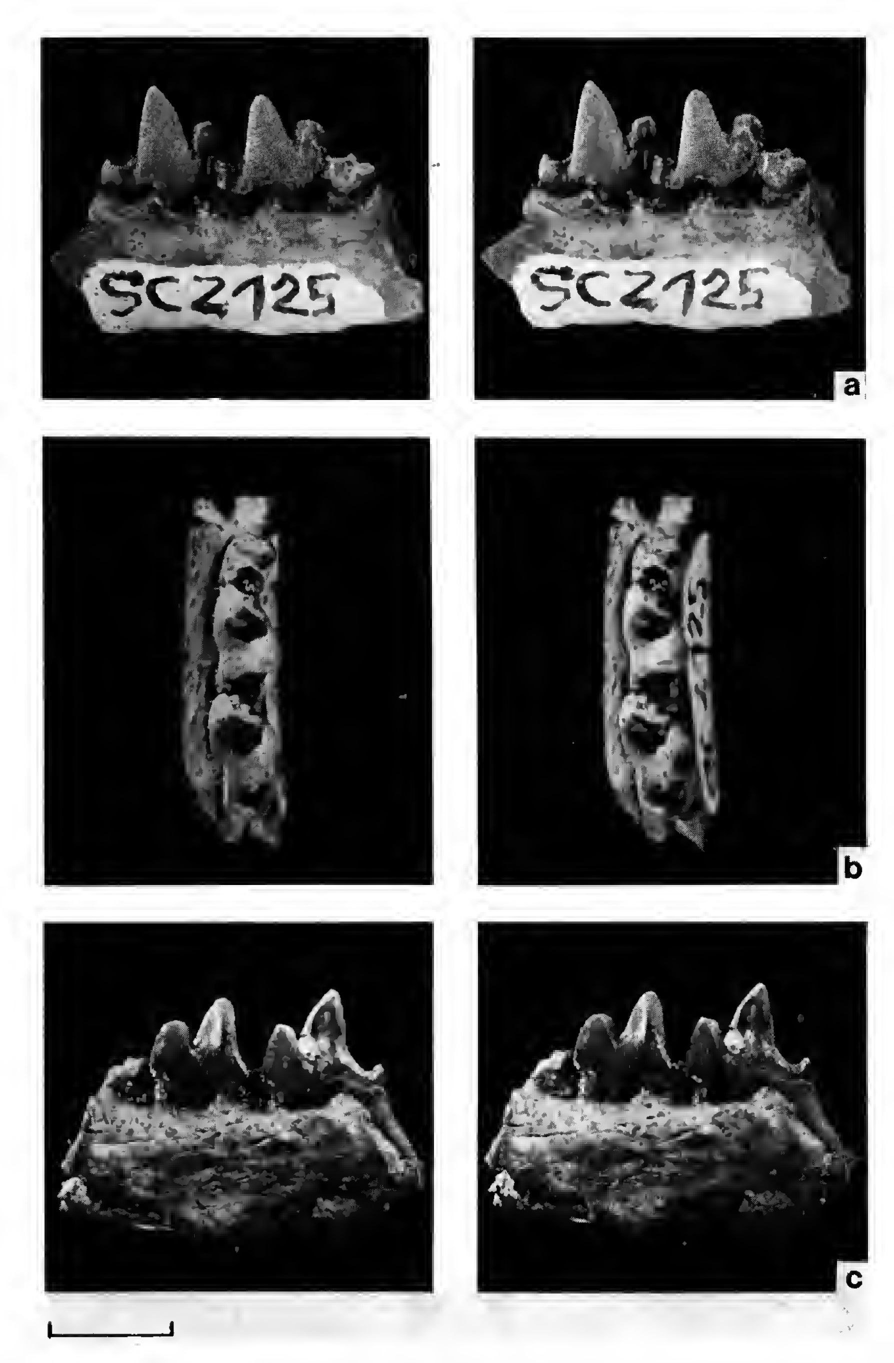


Fig. 5. — *Perathereutes pungens*, Ameghino, 1891. MNHN SCZ 125, a partial right mandible with talonid of M_1, and $M_{2\text{-}3}$ complete : a, labial ; b, occlusal ; c, lingual views. Scale = 5 mm.

lated premolar; and MNHN SCZ 154, an isolated premolar). Measurements are given in table 2.

In size and structure the MNHN specimens agree with the sample of *S. gracilis* studied by Marshall (1981). This is a very common species in the Santa Cruz Formation and is known from nearly complete upper and lower dentitions, and skulls (*ibid.*).

Genus **CLADOSICTIS** Ameghino, 1887

Cladosictis patagonica Ameghino, 1887

Six specimens of *Cladosictis patagonica* were colleeted by Tournouër from Río Coyle (MNHN SCZ 143, a partial mandible with left I_1-M_2, and right I_1-M_3; MNHN SCZ 144, a partial right mandible with P_1, P_3, and M_2 complete; MNHN SCZ 145, a partial right mandible of a juvenile with base of M_1, M_2 missing tip of protoconid, trigonid of M_3 present,

Table 2. — Measurements of cheek teeth of Borhyaenidae colleeted by Tournouër from the Santa Cruz Formation.

MNHN specimens	P1 L	P1 W	P2 L	P2 W	P3 L	P3 W	M1 L	M1 W	M2 L	M2 W	M3 L	M3 W	M4 L	M4 W	P1-3 L	M^{1-3}_{1-4} L
Upper cheek teeth																
Sipalocyon gracilis																
SCZ 122	4.2	1.6	5.4	1.8	6.0	2.8	7.0	4.5	7.1	5.5	7.0	6.5	7.4	2.5	20.5	21.1
SCZ 148	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	6.4	...	...	2.9	....	....
SCZ 150	...	...	...	...	...	...	6.2	3.7	6.4	4.8	...	...	...	...	....	....
SCZ 151	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	7.4	7.8	...	...	....	....
Lower cheek theeh																
Perathereutes pungens																
SCZ 123	...	...	4.2	1.4	4.4	1.7	4.5	1.8	...	...	...	...	...	...	12.5	....
SCZ 124	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	5.1	2.6	5.4	2.8	....	....
SCZ 125	...	...	...	...	...	...	...	...	4.8	2.4	5.2	2.7	...	...	....	....
Cladosictis patagonica																
SCZ 143 (l)	5.5	2.5	7.3	3.0	7.8	3.3	7.1	3.2	7.4	3.7	...	...	...	...	26.7	....
SCZ 143 (r)	5.7	2.6	7.4	3.1	7.8	3.3	7.1	3.2	7.3	3.7	8.4	4.0	...	...	26.2	....
SCZ 144	5.7	2.4	...	...	7.2	2.9	...	...	7.0	3.4	...	...	...	...	23.0	....
SCZ 145	...	...	...	...	...	...	...	...	7.0	3.4	...	...	...	...	....	....
SCZ 146	...	...	...	...	...	...	6.3	2.8	6.8	3.3	8.0	4.0	9.5	4.6	....	30.2
SCZ 147	...	...	8.0	2.9	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	....	....

and P_3 and M_4 erupting ; MNHN SCZ 146, a partial right mandible with complete M_{1-4} ; MNHN 147, a partial left mandible with C and P_2 ; and MNHN SCZ 152, a fragment of a right M^2 or M^3). Measurements are given in table 2.

In size and structure the MNHN specimens agree with the sample of *C. patagonica* studied by MARSHALL (1981 : 79). This is the most common species of borhyaenid in the Santa Cruz Formation of Patagonia.

Superfamily CAENOLESTOIDEA (Trouessart, 1898) Osborn, 1910

Family CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898

Subfamily CAENOLESTINAE (Trouessart, 1898) Sinclair, 1906

Genus **STILOTHERIUM** Ameghino, 1887

cf. **Stilotherium dissimile** Ameghino, 1887

One specimen from Monte León is referrable to this species. It (MNHN SCZ 142) consists of a partial right mandible with alveoli of M_{2-4}. The species has recently been reviewed by MARSHALL (1982*a* : 64).

Subfamily PALAEOTHENTINAE Sinclair, 1906

Genus **PALAEOTHENTES** Ameghino, 1887

Palaeothentes minutus Ameghino, 1887

One specimen (MNHN SCZ 134), a partial right mandible with P_3-M_1 and trigonid of M_2, from Monte León, is referrable to *Palaeothentes minutus*. Measurements of the teeth are given in table 3, and they agree well with the large sample of this species studied by MARSHALL (1982*a* : 66, table 4).

Palaeothentes intermedius Ameghino, 1887

Four specimens from Monte León are referrable to this species : MNHN SCZ 129, a partial right maxilla with alveoli of P^{1-2} and M^4, and with P^3-M^3 complete ; MNHN SCZ 137, a partial left mandible with M_{1-2} complete ; MNHN SCZ 138, a partial left mandible

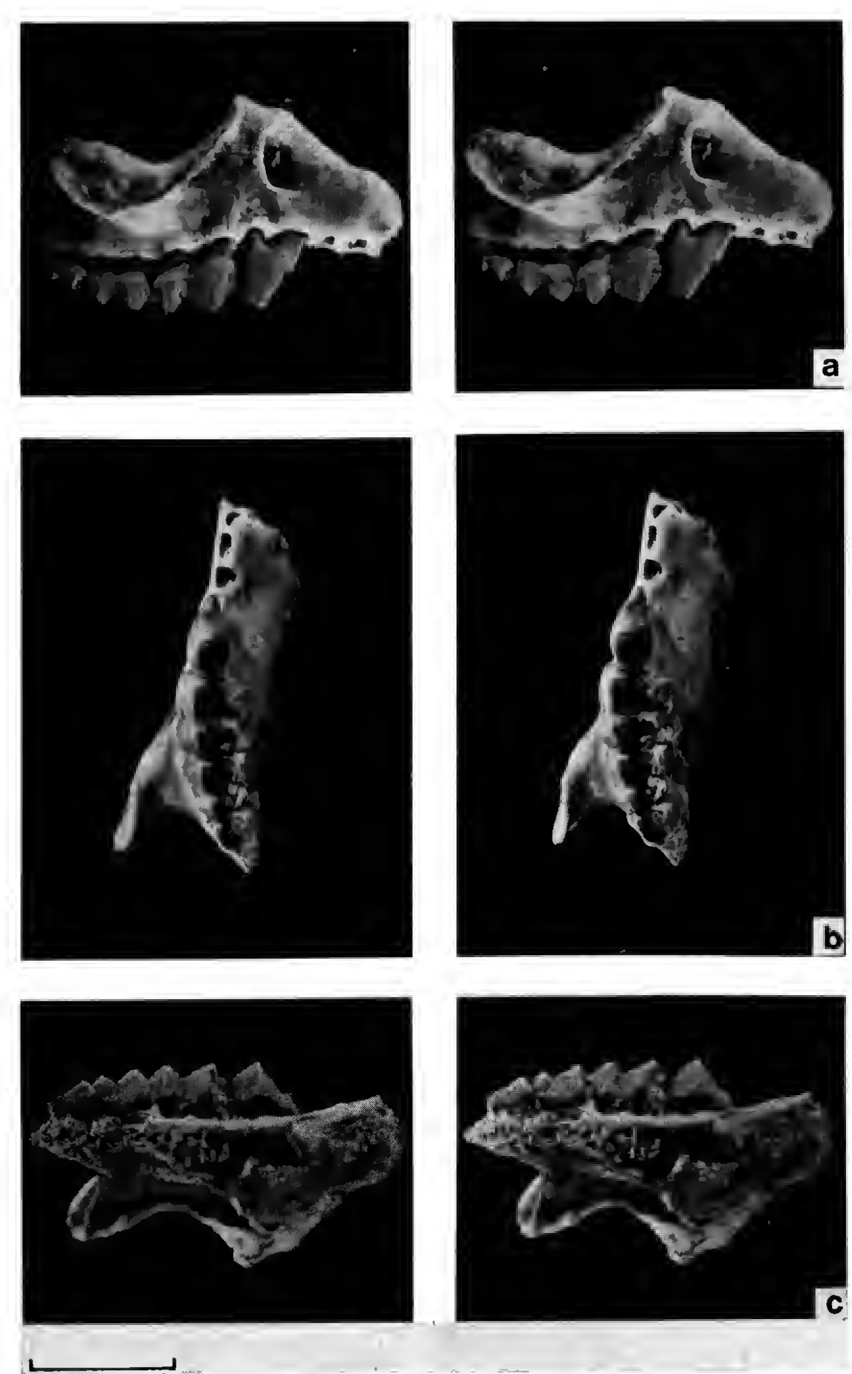


Fig. 6. — *Palaeothentes intermedius* Ameghino, 1887. MNHN SCZ 129, a partial right maxilla with alveoli of P^{1}-^{2} and M^4, and with P^3-M^3 complete : a, labial ; b, occlusal ; c, lingual views. Scale = 5 mm.

with P_3 and trigonid of M_1 present; and MNHN SCZ 140, a partial left mandible with M_3 complete and alveoli of M_4. Measurements are given in table 3, and compare with the large sample of this species studied by MARSHALL (1982*a* : 75, table 8). Of special importance is MNHN SCZ 129 which represents the most complete upper dentition of this species yet known (fig. 6). The only other upper dentition known is MACN 5646 (a partial left maxilla with M^{1-3}) figured by MARSHALL (1982*a*, fig. 23).

Palaeothentes lemoinei Ameghino, 1887

Eight specimens are referrable to this species. Two are from Rio Coyle (MNHN SCZ 155, a nearly complete right mandible with large incisor and P_3-M_4 complete; MNHN SCZ 159, a partial left maxilla with P^{1-3}, M^2 and M^4 present), and six are from Monte León (MNHN SCZ 130, a partial left mandible with roots of P_3 and anterior root of M_1, and with talonid of M_1 and M_{2-4} complete; MNHN SCZ 131, a partial left mandible with posterior alveolus of M_1, and M_{2-4} complete; MNHN SCZ 133, a partial left mandible with base of large incisor, alveoli of four teeth on diastema, and P_3 complete; MNHN SCZ 135, a partial right maxilla with M^{1-3} complete; MNHN SCZ 136, a partial left mandible with P_3-M_1 complete; and MNHN SCZ 139, an isolated left M^1). Measurements are given in table 3, and compare with the large sample studied by MARSHALL (1982*a* : 80, tables 11-13).

Genus **ACDESTIS** Ameghino, 1887

Acdestis oweni Ameghino, 1887

Three specimens are referrable to this species. One is from Rio Coyle (MNHN SCZ 158, a partial right mandible with M_{1-3} complete and alveoli of M_4), and two are from Monte León (MNHN SCZ 126, a partial left mandible with alveoli of P_{1-2}, P_3 complete, and alveoli of M_{1-2}; and MNHN SCZ 141, a partial right mandible with P_3 complete, and alveoli of M_{1-2}). Measurements are given in table 3, and compare with the large sample studied by MARSHALL (1982*a* : 93, tables 16-18).

Subfamily ABDERITINAE (Ameghino, 1889) Sinclair, 1906

Genus **ABDERITES** Ameghino, 1887

Abderites meridionalis Ameghino, 1887

Four specimens are referrable to *Abderites meridionalis*. One is from Coyle (MNHN SCZ 157, a partial left mandible with most of large incisor and M_{1-3} complete), and three are from Monte León (MNHN SCZ 127, a partial right maxilla with M^{1-3} complete; MNHN

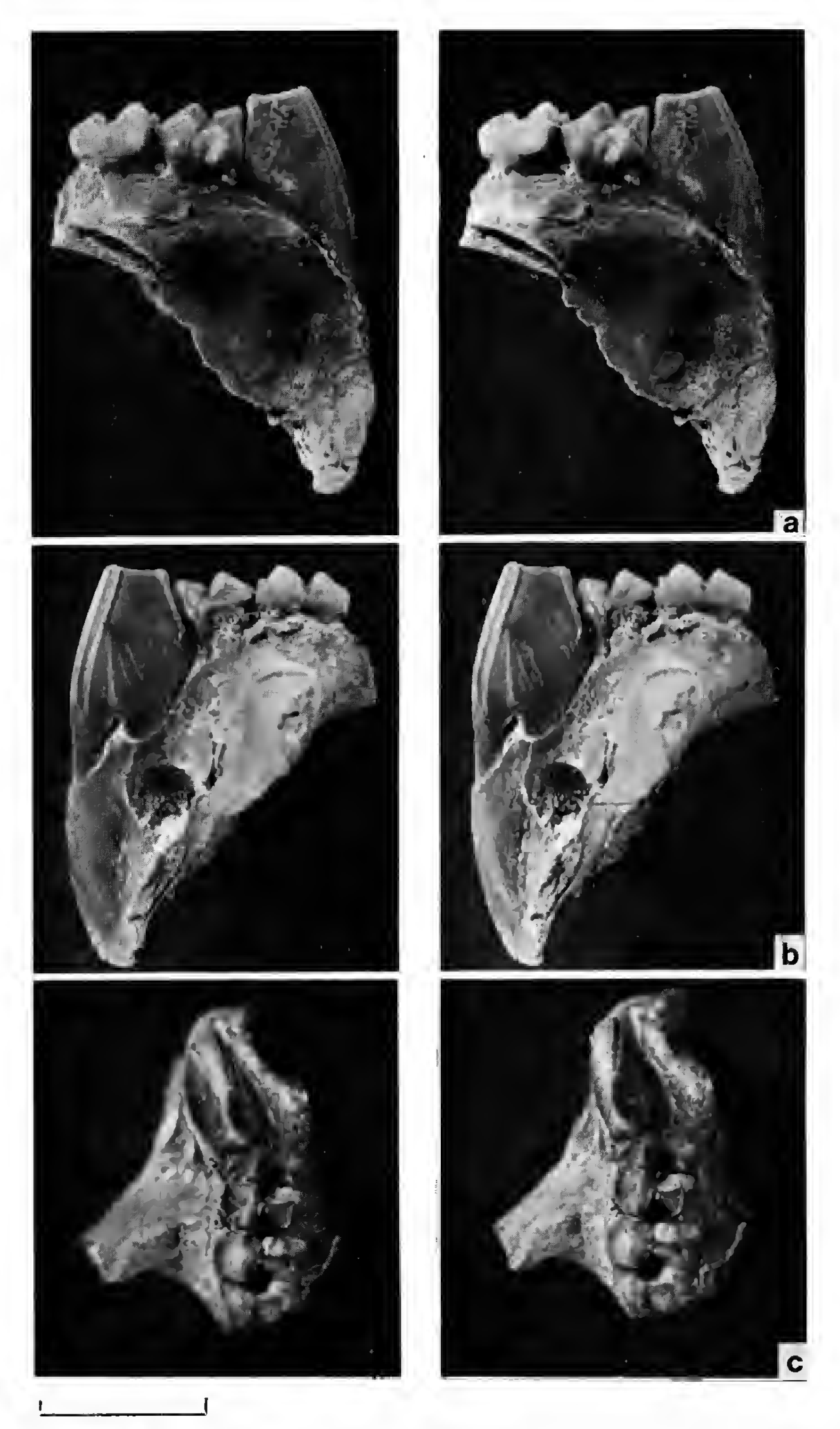


Fig. 7. — *Abderites meridionalis* Ameghino, 1887. MNHN SCZ 127, a partial right maxilla with M^{1-3} : a, lingual ; b, labial ; c, occlusal views. Scale = 5 mm.

SCZ 128, a partial right maxilla with worn M^2 and anterior half of M^3 ; and MNHN SCZ 132, a partial left mandible with $M_{2\text{-}4}$ complete but worn). Measurements of these specimens are given in table 3, and they compare well in size and structure with the large sample studied by MARSHALL (1976*b* : 64, table 2). MNHN SCZ 157 is one of the most complete lower jaws known, and preserves the large incisor and the primary cheek teeth. Of particular importance, however, is MNHN SCZ 127, the most complete upper dentition yet known for this species and the only one preserving $M^{1\text{-}3}$ in a series (fig. 7).

TABLE 3. — Measurements of cheek teeth of Caenolestidae collected by TOURNOUËR from the Santa Cruz Formation.

MNHN specimens	P1		P2		P3		M1		M2		M3		M4		P3-M4	M1-4
	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	L
UPPER CHEEK TEETH																
Palaeotenthes intermedius																
SCZ 129	...	...	...	...	2.3	1.5	2.8	2.7	2.0	2.5	1.6	2.0	...	...	....	....
Palaeothentes lemoinei																
SCZ 135	...	...	...	...	...	...	3.6	3.3	2.7	3.3	1.8	2.3	...	...	....	....
SCZ 139	...	...	...	...	...	...	3.5	3.3	...	...	...	...	...	...	....	....
SCZ 159	1.4	0.7	2.1	1.0	3.2	2.1	...	...	2.8	3.4	...	...	1.7	2.0	....	....
Abderites meridionalis																
SCZ 127	...	...	...	...	...	...	4.2	2.1	2.8	2.9	2.9	3.1	...	...	....	....
SCZ 128	...	...	...	...	...	...	...	...	2.9	2.8	...	...	...	...	....	....
LOWER CHEEK TEETH																
Palaeothentes minutus																
SCZ 134	...	...	...	...	1.3	1.0	2.6	1.4	...	...	...	...	...	...	....	....
Palaeothentes intermedius																
SCZ 137	...	...	...	...	...	...	3.7	1.9	2.6	1.9	...	...	...	...	....	....
SCZ 138	...	...	...	...	1.3	1.0	...	...	...	...	...	...	...	...	....	....
SCZ 140	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	2.1	1.5	...	...	....	....
Palaeothentes lemoinei																
SCZ 130	...	...	...	...	...	...	...	2.3	3.2	2.3	2.5	2.1	1.9	1.4	....	....
SCZ 131	...	...	...	...	...	...	...	...	3.3	2.3	2.7	2.1	2.0	1.5	....	....
SCZ 133	...	...	...	...	2.3	1.5	...	...	...	...	...	...	...	...	....	....
SCZ 136	...	...	...	...	2.0	1.3	4.3	2.3	...	...	...	...	...	...	....	....
SCZ 155	...	...	...	...	2.0	1.4	4.7	2.4	3.5	2.4	2.7	2.0	1.9	1.5	14.6	12.7
Acdestis oweni																
SCZ 126	...	...	...	...	1.3	0.9	...	...	...	...	...	...	...	...	....	....
SCZ 141	...	...	...	...	1.1	0.8	...	...	...	...	...	...	...	...	....	....
SCZ 158	...	...	...	...	...	...	4.8	2.2	3.0	2.2	2.0	1.6	...	...	....	11.7ca
Abderites meridionalis																
SCZ 132	...	...	...	...	...	...	...	...	3.2	2.4	2.7	2.1	2.1	1.7	....	....
SCZ 157	...	...	...	...	...	...	5.2	2.4	3.4	2.5	3.0	2.3	...	...	....	13.7

TABLE 4. — Summary of marsupial taxa collected by TOURNOUËR from Patagonia.

TAXON	AGE	SPECIMENS
Superfamily Didelphoidea		
Family Didelphidae		
Subfamily Didelphinae		
Eomicrobiotherium gaudryi	Casamayoran	2
Pachybiotherium acclinum	Colhuehuapian	1
Subfamily Caroloameghiniinae		
Caroloameghinia mater	Casamayoran	4
Caroloameghinia intermedia	Casamayoran	1
Family Microbiotheriidae		
Microbiotherium patagonicum	Santacrucian	1
Superfamily Borhyaenoidea		
Family Borhyaenidae		
Subfamily Borhyaeninae		
cf. *Acrocyon riggsi*	Colhuehuapian	1
Subfamily Prothylacyninae		
Pseudothylacynus rectus	Colhuehuapian	1
Subfamily Hathliacyninae		
cf. *Sallacyon hoffstetteri*	Deseadan	2
Cladosictis centralis	Colhuehuapian	2
Cladosictis patagonica	Santacrucian	6
Perathereutes pungens	Santacrucian	3
Sipalocyon gracilis	Santacrucian	7
Superfamily Caenolestoidea		
Family Caenolestidae		
Subfamily Caenolestinae		
cf. *Stilotherium dissimile*	Santacrucian	1
Subfamily Palaeothentinae		
Palaeothentes boliviensis	Deseadan	1
Palaeothentes minutus	Santacrucian	1
Palaeothentes intermedius	Santacrucian	4
Palaeothentes lemoinei	Santacrucian	8
Acdestis oweni	Santacrucian	3
Subfamily Abderitinae		
Abderites meridionalis	Santacrucian	4
Parabderites bicrispatus	Colhuehuapian	1
Superfamily Polydolopoidea		
Family Polydolopidae		
Polydolops thomasi	Casamayoran	7
Polydolops serra	Casamayoran	2
Eudolops tetragonus	Casamayoran	1
TOTAL 23 species, 17 genera	4	64

CONCLUSIONS

André TOURNOUËR collected specimens of fossil Marsupialia from five localities in Patagonia, southern Argentina. Seventeen of these specimens are from rocks of Casamayoran (early Eocene), three of Deseadan [early (and middle ?) Oligocene], six of Colhuehuapian (late Oligocene), and 38 of Santacrucian (early Miocene) age. Represented in this sample of 64 specimens are 23 species, placed in 17 genera, five families, and four superfamilies (table 4).

Most of the specimens are referrable to species which are known to be represented in other collections by comparable of more complete material. However, some of the specimens of TOURNOUËR either represent new species or they increase our knowledge of the anatomy or distribution of recognized species. Noteworthy in this respect are two specimens which have been made the types of *Eomicrobiotherium gaudryi* and *Caroloameghinia intermedia* ; specimens representing the first record of the Deseadan age species cf. *Sallacyon hoffstetteri* and *Palaeothentes boliviensis* in Patagonia (species known previously only from the "Estratos Salla " in the Salla-Luribay Basin, Bolivia) ; the only known lower dentitions of *Cladosictis centralis* ; the second known specimen of *Pseudothylacynus rectus* ; three of the five known specimens of *Peratherentes pungens* (including the first known lower premolars and unworn molars) ; the most completely known upper dentition of *Palaeothentes intermedius* (which include the first known upper premolars) ; and the most completely known upper dentition of *Abderites meridionalis.*

BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

AMEGHINO, F., 1887. — Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Bol. Mus. de La Plata*, **1** : 1-26.

— 1889. — Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina, obra escrita bajo los auspicios de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina para presentarla a la Exposición Universal de Paris de 1889. *Actas Acad. Cienc. Córdoba*, **6** : 1-1027.

— 1891. — Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revta argent. Hist. nat.*, **1** : 289-328.

— 1894. — Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boln Acad. Cienc. Córdoba*, **13** : 259-452.

— 1897. — Mammifères crétacés de l'Argentine (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boln Inst. geogr. argent.*, **18** : 406-521.

— 1901. — Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boln Acad. Cienc. Córdoba*, **16** : 349-426.

— 1902*a*. — Notices préliminaires sur les mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boln Acad. Cienc. Córdoba*, **17** : 1-70.

— 1902*b*. — Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique de couches à *Colpodon*. *Boln Acad. Cienc. Córdoba*, **17** : 71-141.

CABRERA, A., 1927. — Datos para el conocimiento de los dasyuroideos fósiles argentinos. *Revta Mus. La Plata*, **30** : 271-315.

CLEMENS, W. A., 1966. — Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. Part II. Marsupialia. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, **62** : 1-122.

CLEMENS, W. A., & L. G. MARSHALL, 1976. — Fossilium Catalogus : American and European Marsupialia. *W. Junk, The Hague*, Pars 123 : 1-114.

GAUDRY, A., 1904. — Fossiles de Patagonie. Dentition de quelques mammifères. *Mém. Soc. géol. Fr. Paléont.*, **12** : 1-27.

— 1906*a*. — Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux. *Annls Paléont.*, **1** : 1-42.

— 1906*b*. — Fossiles de Patagonie. Étude sur une portion du monde antarctique. *Annls Paléont.*, **2** : 101-143.

— 1908. — Fossiles de Patagonie. De l'économie dans la nature. *Annls Paléont.*, **3** : 41-61.

— 1909. — Fossiles de Patagonie. Le *Pyrotherium*. *Annls Paléont.*, **4** : 1-28.

GRAY, J. E., 1821. — On the natural arrangement of vertebrose animals. *London Med. Reposit.*, **15** (1) : 296-310.

HOFFSTETTER, R., 1956. — Contribution à l'étude des Orophodontoidea, Gravigrades cuirassés de la Patagonie. *Annls Paléont.*, **42** : 27-64.

HOFFSTETTER, R., & G. PETTER, 1983. — *Paraborhyaena boliviana* et *Andinogale sallensis*, deux Marsupiaux (Borhyaenidae) nouveaux du Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla (Bolivie). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. 2, **296** : 205-208.

KIRSCH, J. A. W., 1977. — The comparative serology of Marsupialia. *Aust. J. Zool.*, Suppl. Ser., **52** : 1-152.

MARSHALL, L. G., 1976*a*. — Fossil localities for Santacrucian (early Miocene) mammals, Santa Cruz Province, southern Patagonia, Argentina. *J. Paleont.*, **50** (6) : 1129-1142.

— 1976*b*. — Revision of the South American fossil marsupial subfamily Abderitinae (Mammalia, Caenolestidae). *Publnes Mus. munic. Cienc. nat. tradic. Mar del Plata*, Lorenzo Scaglia, **2** (3) ; 57-90.

— 1978. — Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, **117** : 1-89.

— 1979. — Review of the Prothylacyninae, an extinct subfamily of South American « dog-like » marsupials. *Fieldiana*, Geol., n. s., no. 3 : 1-50.

— 1980. — Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana*, Geol., n. s., no. 5 : 1-145.

— 1981. — Review of the Hathliacyninae, an extinct subfamily of South American « dog-like » marsupials. *Fieldiana*, Geol., n. s., no. 7 : 1-120.

— 1982*a*. — Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. *Fieldiana*, Geol., n. s., no. 10 : 1-75.

— 1982*b*. — Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana*, Geol., n. s., no. 12 : 1-109.

— 1982*c*. — Calibration of the Age of Mammals in South America. *In* : E. BUFFETAUT, P. JANVIER, J.C. RAGE, et P. TASSY (eds.), Phylogénie et Paléobiogéographie, Livre jubilaire en l'honneur de Robert HOFFSTETTER. *Geobios*, mém. spéc., **6** : 427-437.

— 1982*d*. — Evolution of South American Marsupialia. *In* : M. Mares & H. Genoways, eds., p. 251-272.

— 1982*e*. — A new genus of Caroloameghiniinae (Marsupialia : Didelphoidea : Didelphidae) from the Paleocene of Brazil. *J. Paleont.*, **63** (4) : 709-716.

Marshall, L. G., R. Hoffstetter & R. Pascual, 1983. — Geochronology of the continental mammal bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata*, mém. Extr. : 1-93.

Osborn, H. F., 1910. — The age of mammals in Europe, Asia, and North America. New York, Macmillan & Co., 635 p.

Patterson, B., & L. G. Marshall, 1978. — The Deseadan, early Oligocene, Marsupialia of South America. *Fieldiana*, Geol., **41** (2) : 37-100.

Petter, G., & R. Hoffstetter, 1983. — Les Marsupiaux du Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla (Bolivie). *Annls Paleont.*, **69** (3) : 175-234.

Simpson, G. G., 1927. — Mammalian fauna of the Hell Creek formation of Montana. *Am. Mus. Novit.*, **267** : 1-7.

— 1930. — Post-Mesozoic Marsupialia. *Fossilium Catalogus.* 1 : *Animalia. W. Junk, The Hague*, Pt. 47 : 1-87.

— 1938. — A new marsupial from the Eocene of Patagonia. *Am. Mus. Novit.*, **989** : 1-5.

— 1964. — Los mamíferos Casamayorenses de la collección Tournouër. *Revta Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia Inst. nac. Invest. Cienc. nat.*, Paleont., Buenos Aires, **1** (1) : 1-21.

— 1967. — The beginning of the Age of Mammals in South America. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **137** : 1-259.

Sinclair, W. J., 1906. — Mammalia of the Santa Cruz beds : Marsupialia. *Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia*, **4** (3) : 333-460.

— 1930. — New carnivorous Marsupialia from the Deseado Formation of Patagonia. *Field Mus. Nat. Hist.*, Geol. Mem., **1** (1) : 35-39.

Tournouër, A., 1902*a*. — Recherches paléontologiques en Patagonie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **135** : 540-543.

— 1902*b*. — Coupes des terrains tertiaires de la Patagonie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **137** : 348-349.

— 1903. — Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, sér. 4 ,**3** : 463-473.

Trouessart, E. L., 1898. — *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium.* New Ed., Berlin, Pt. 5 : 665-1264.

Villarroel, C., & L. G. Marshall, 1982. — Geology of the Deseadan (early Oligocene) Age *Estratos Salla* in the Salla-Luribay Basin ; Bolivia, with description of new Marsupialia. *In* : E. Buffetaut, P. Janvier, J.C. Rage et P. Tassy (eds.), Phylogénie et Paléobiogéographie. Livre jubilaire en l'honneur de Robert Hoffstetter. *Geobios*, mém. spéc., **6** : 201-211.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 6, 1984,
section C, n° 1 : 59-79.

Présence du genre *Chapalmatherium* (Hydrochoeridae, Rodentia), représenté par une espèce nouvelle, dans le Pliocène de l'Altiplano bolivien

par Robert Hoffstetter, Carlos Villarroel et Gabriela Rodrigo

Résumé. — Le genre *Chapalmatherium*, jusqu'ici connu seulement dans le Pliocène d'Argentine, était également présent, à la même époque, dans l'Altiplano de Bolivie. Il y était représenté par une espèce nouvelle, *Ch. saavedrai*, qui apporte des compléments à notre connaissance du genre et conduit à modifier quelque peu la diagnose de ce dernier. Les trois espèces connues, deux argentines et une bolivienne, sont apparemment confinées dans la moitié supérieure du Montehermoséen s.l. (c'est-à-dire du Pliocène). Phylogénétiquement, elles représentent trois rameaux divergents : *Ch. novum* et *Ch. saavedrai* apparaissent comme deux espèces sœurs ; *Ch. irenense* se serait séparée plus tôt de la souche commune.

Abstract. — The genus *Chapalmatherium*, until now known only from the Pliocene of Argentina, was also present, during the same epoch, in the Altiplano of Bolivia. It was represented there by a new species, *C. saavedrai*, which complements our knowledge of the genus and leads to slight modifications in its diagnosis. The three species known, two Argentinian and one Bolivian, are apparently confined to the upper half of the Montehermosan s.l. (that is, of the Pliocene). Phylogenetically, they represent three divergent branches : *C. novum* and *C. saavedrai* appear as two sister species ; *C. irenense* would have separated earlier from the common stem.

Resumen. — El género *Chapalmatherium*, hasta ahora conocido tan sólo en el Plioceno argentino, estaba también presente, en la misma época, en el Altiplano boliviano. En este lugar, estaba representado por una especie nueva, *Ch. saavedrai*, que aporta complementos a nuestro conocimiento del género y conduce a modificar en algo la diagnosis de éste. Les tres especies conocidas, dos argentinas y una boliviana, están aparentemente confinadas en la mitad superior del Montehermosens s.l. (o sea del Plioceno). Filogenéticamente las tres representan sendas ramas divergentes : *Ch. novum* y *Ch. saavedrai* aparecen como dos especies hermanas, *Ch. irenense* habiéndose separada más temprano de la cepa común.

R. Hoffstetter, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, LA 12 CNRS, 8, rue Buffon, France, 75005 Paris.*
C. Villarroel, *Universidad Nacional, Depto Geociencias e Instituto de Ciencias Naturales, Apartado Aéreo 14490 Bogotá D. E. Colombia.*
G. Rodrigo, *Museo Nacional de Historia Natural, Academia de Ciencias de Bolivia, La Paz.*

Introduction

1. Le genre *Chapalmatherium* en Argentine

Les restes jusqu'à présent décrits du genre *Chapalmatherium* Ameghino, 1908, proviennent tous du Pliocène d'Argentine, et plus précisément de la zone côtière à l'ouest de Mar del Plata.

L'espèce-type *Ch. novum* Amegh., 1908, est fondée sur quelques ossements (astragale, fragments de l'arrière-crâne, portion diaphysaire de fémur : MACN [1] 6165) récoltés près de Miramar, dans la formation Chapadmalal (type de l'étage « Chapadmalalien », souvent considéré comme la partie supérieure du Montehermoséen s.l., l'ensemble équivalant sensiblement au Pliocène [2]). *Chapalmatherium* a longtemps été placé par erreur dans les Proterotheriidae. La rectification est due à KRAGLIEVICH (1934 : 85-96) ; il s'agit en fait d'un Rongeur de la famille des Hydrochoeridae, sous-famille des Protohydrochoerinae. Le même auteur (1940 : 548-552) décrit une hémimandibule avec P_4-M_3, un palais avec P^4-M^1 et un fragment de tibia de la même espèce. REIG (1952) complète la connaissance de celle-ci grâce au matériel récolté par SCAGLIA, toujours dans la formation Chapadmalal, et conservé au Museo Municipal de Mar del Plata (crâne subcomplet, mandibules, dents, astragale).

Une seconde espèce, *Ch. irenense* Reig, 1958, est connue par une hémimandibule avec P_4-M_3 et une portion antérieure de crâne du même individu avec P^4-M^3 (Ch. MNH, P.14282), récoltées par STAHLECKER au Rio Quequén Salado, entre Miramar et Monte Hermoso, dans la formation Irene (type de l'étage « Irenense », qui se situerait, selon KRAGLIEVICH, entre le Montehermoséen s.s. et le Chapadmalalien, donc dans la partie moyenne à supérieure du Montehermoséen s.l.). Il s'agit d'une forme nettement plus petite, à ostéologie plus gracile, et distincte de la précédente par quelques détails dentaires, notamment la présence d'une incisure antéro-linguale affectant le premier prisme de P_4.

2. DÉCOUVERTE DE *Chapalmatherium* EN BOLIVIE

En dehors de l'Argentine, les seuls gisements où aient été découverts des restes de *Chapalmatherium* se situent dans l'Altiplano bolivien, à quelque 3 800 m d'altitude, environ 65-75 km au sud de La Paz (90-95 km par la route). Il s'agit des affleurements de la formation Umala, aux alentours d'Ayo Ayo et Vizcachani. Des récoltes y ont été faites en 1969-1970 (HOFFSTETTER *et al.*, 1971) et ont permis d'identifier une faune de Mammifères (incl. une hémimandibule de *Chapalmatherium* nov. sp.) indiquant un âge pliocène (= Montehermoséen s.l.). En 1973, VILLARROEL, révisant la formation Umala, recueille entre Ayo Ayo et Vizcachani deux molariformes d'Hydrochoeridae (VILLARROEL, 1975). Une autre visite à Ayo Ayo, en 1976, permet à HOFFSTETTER d'obtenir les fragments d'un crâne de *Chapalmatherium* (avec les deux M^3). En 1981, B. J. MACFADDEN (Univ. Florida) et K. E. CAMPBELL (Mus. Los Angeles) y recueillent deux mandibules incomplètes du même genre, avec dents. Enfin, en 1981, G. RODRIGO y découvre une molaire incomplète.

Tout ce matériel bolivien se rapporte sans difficulté au genre *Chapalmatherium*, bien caractérisé par ses dents (notamment P_4, M_3 et M^3) et par les quelques pièces osseuses recueillies. Mais il s'agit d'une espèce nouvelle, nommée, décrite et discutée ci-après.

1. *Abréviations :* Ch. NHM : Chicago Natural History Museum ; GEOBOL : Servicio Geológico de Bolivia, La Paz ; MACN : Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires ; MMP : Museo Municipal de Ciencias nat. y tradit. de Mar del Plata, Argentina ; MNHN Paris : Muséum national d'Histoire naturelle ; Institut de Paléontologie, Paris ; MNHN Bol. : Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia.

2. Nous adoptons ici le « Pliocène court » (— 5,5 à — 1,8 M.A.), tel qu'il a été redéfini par les géologues de la région méditerranéenne : voir HOFFSTETTER (1980).

Hydrochoeridae Gill, 1872

Protohydrochoerinae Kraglievich, 1930

Genre **CHAPALMATHERIUM** Ameghino, 1908

Chapalmatherium saavedrai nov. sp. [1]

Holotype : MNHN (Paris), AYO. 226 (coll. R. Hoffstetter, 1969) : hémimandibule droite, incomplète, en deux fragments avec P_4-M_3 intactes ; I_1 brisée au niveau du bord alvéolaire (fig. 1A, B ; pl. I, A) ; individu adulte.

Hypodigme : En plus de l'holotype :

MNHN (Paris), AYO.193 (coll. R. Hoffstetter, 1976) : fragments d'un crâne adulte, comprenant le palais avec les 2 M^3 et restes de M^1-M^2 à gauche ; le bloc pétrosal + bulle auditive, le corps du basisphénoïde, les deux condyles, fragments du toit crânien, etc. (fig. 3 et pl. II et III).

— MNHN Bol., V. 001 (coll. MacFadden & Campbell, 1981) : les deux hémimandibules incomplètes, avec les deux séries P_4-M_3 et partie coronaire de I_1 droite (fig. 2 C) ; individu adulte.

— MNHN Bol., V. 3052 (coll. MacFadden & Campbell, 1981) : hémimandibule gauche avec P_4-M_2 et partie de M_3, I_1 brisée au niveau du bord alvéolaire (fig. 2 D) : individu relativement jeune.

— MNHN Bol., V. 3048 (coll. G. Rodrigo, 1981) : M_2 incomplète.

— GEOBOL, G. 081 (coll. C. Villarroel, 1973) : M_2 incomplète.

— GEOBOL, G. 083 (coll. C. Villarroel, 1973) : partie coronaire de P^4 subcomplète ; d'abord considérée par Villarroel (1975) comme pouvant représenter une autre forme d'Hydrochoeridae ; finalement rapportée par lui, avec quelque réserve, à l'espèce ici décrite.

Diagnose : *Chapalmatherium* de taille égale ou légèrement inférieure à celle de *Ch. novum*. Mandibule moins gracile, à région symphysaire moins effilée et moins relevée en avant que chez les deux espèces argentines. I_1 forte (plus large que le 2ᵉ prisme de M_2), moins proclive que chez ces dernières espèces. P_4 sans incisure antéro-linguale (ressemblance avec *Ch. novum* ; différence avec *Ch. irenense*). Les autres incisures linguales des molariformes inférieures plus profondes, plus étroites et plus obliques que chez les deux autres espèces, d'où un dessin typique de la face occlusale. Palais concave. M^3 à 11 prismes (au moins chez le seul individu où cette dent est conservée).

Unité stratigraphique (formation Umala), localité, âge géologique

Tout le matériel connu jusqu'à présent provient de la partie supérieure de la formation Umala, dans les affleurements situés entre Ayo Ayo et Vizcachani, de part et d'autre de la route La Paz-Oruro, à quelque 90-95 km de La Paz.

La formation Umala (voir carte d'extension du Pliocène *in* Lavenu, 1978, fig. 1[2], p. 218, et Martinez, 1980, fig. 89, p. 218) est une unité fluvio-lacustre, argilo-sableuse,

1. Espèce dédiée à l'Ing. Antonio Saavedra Muñoz, Directeur du Museo Nacional de Historia Natural, Academia de Ciencias de Bolivia, La Paz.
2. Noter que l'échelle de cette figure est erronée.

avec plusieurs niveaux cinéritiques. Elle atteint plusieurs centaines de mètres d'épaisseur (jusqu'à 1 000 m à Umala, selon MARTINEZ, 1980 : 219). Reposant en discordance sur le Miocène supérieur plissé (formation Totora) elle débute par une cinérite, la « toba 76 », datée de 5,5 MA (méthode K/Ar ; cf. EVERDEN *et al.*, 1966) dans sa localité-type, 4,5 km à l'ouest de Vituy de Umala. Les Mammifères fossiles (incl. *Chapalmatherium*) se situent dans la partie supérieure de l'unité (quelques dizaines de mètres). Ils indiquent un âge pliocène (= Montehermoséen s.l. de l'échelle argentine), sans qu'on puisse préciser paléontologiquement s'il s'agit du Chapadmalalien ou du sommet du Montehermoséen s.s. La formation Umala est surmontée par une cinérite, bien visible à Ayo Ayo, au-dessus de laquelle repose un Pléistocène daté par des Mammifères (*Macrauchenia*, *Scelidodon*, Cervidé). L'âge de la cinérite n'a pu être déterminé radiométriquement, les quelques essais ayant donné des résultats variés et aberrants. On aurait pu penser à un équivalent de la « Toba Chijini », intra-pliocène, du bassin de La Paz. Mais LAVENU (1978) s'y oppose. Selon lui, le Pliocène fossilifère d'Ayo Ayo se termine par un paléosol, recoupé par une surface d'érosion (correspondant au glacis 2 de SERVANT et de LAVENU), sur laquelle repose la cinérite. LAVENU a suivi celle-ci vers le nord jusqu'au bassin de La Paz, où elle correspond apparemment à une cinérite quaternaire, observée à la base de la formation Purapurani, et qui repose elle aussi sur une surface d'érosion (glacis 2) recoupant un paléosol situé au sommet des dépôts morainiques de la première glaciation (Calvario) des Andes boliviennes. D'après ces observations, un hiatus existerait à Ayo Ayo entre le Pliocène fossilifère et la cinérite. La lacune doit comprendre la base du Pléistocène, mais elle peut aussi inclure tout ou partie du Pliocène supérieur (= Chapadmalalien). Il subsiste donc une certaine imprécision sur l'âge des fossiles de la formation Umala. Ceux-ci se situent assez haut dans le Pliocène, puisque plusieurs centaines de mètres de sédiments les séparent de la « toba 76 ». Ils peuvent correspondre au sommet du Montehermoséen s.s., mais il n'est pas exclu qu'il puisse s'agir du Chapadmalalien.

DESCRIPTION

1. Mandibule et dents inférieures

Les hémimandibules de *Ch. saavedrai* récoltées jusqu'à présent sont toutes incomplètes, étant en général brisées en arrière de M_3. Les dimensions sont données dans le tableau 1.

La morphologie générale s'accorde avec les Protohydrochoerinae et se distingue d'*Hydrochoerus*, notamment par la longueur du diastème, voisine de celle de la série molariforme ; corrélativement, la région symphysaire est allongée et I_1, peu courbée, est très proclive. Cependant, comparée aux mandibules de *Ch. novum* et *Ch. irenense*, celle de *Ch. saavedrai* apparaît un peu moins gracile : la hauteur du corps mandibulaire et celle de la symphyse sont relativement un peu plus fortes ; en avant des molariformes, la mandibule est moins effilée et, en contraste avec les espèces argentines (cf. figures *in* REIG, 1952 et 1958), la pointe symphysaire ne s'élève pas (ou à peine) au-dessus du plan défini par le bord alvéolaire des dents jugales.

I_1, comme celle des autres espèces de *Chapalmatherium*, et à la différence d'*Hydrochoerus*, a une section subtriangulaire ; sa face antéro-inférieure est presque plane, légè-

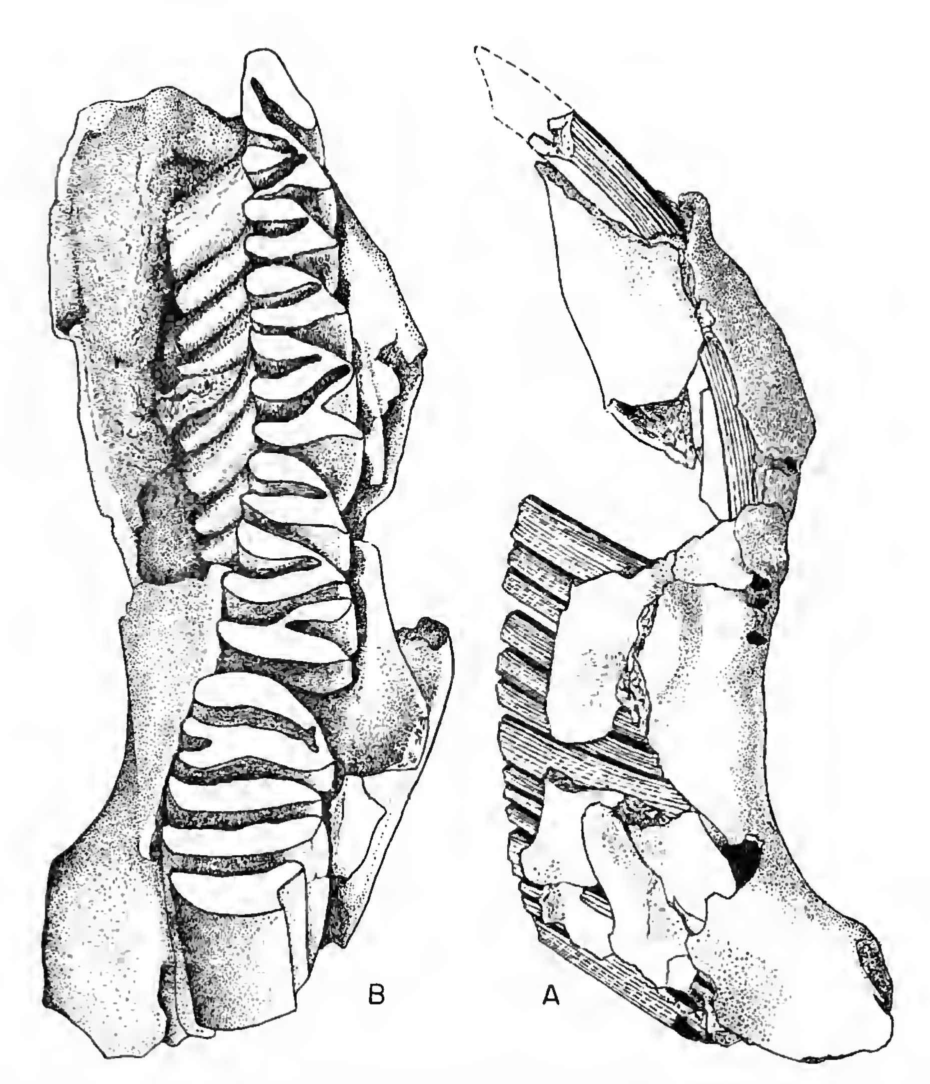


Fig. 1. — *Chapalmatherium saavedrai* nov. sp., Pliocène de Bolivie, holotype (MNHN, Paris, AYO. 226) : A, hémimandibule droite, face latérale, x 0,83 ; B, la série molariforme (P_4-M_3), vue perpendiculaire à la surface occlusale, x 1,65.

rement concave transversalement, sans sillon médian ; on y observe de fines stries longitudinales (que l'on retrouve presque constamment chez les Protohydrochoerinae). La dent est moins proclive et nettement plus forte que chez *Ch. novum* et *Ch. irenense* : sa largeur dépasse celle du 2e prisme de M_2 et atteint presque celle du 3e prisme de la même molaire, contrairement à ce que montrent les deux espèces argentines, où I_1 est plus étroite que les trois prismes de M_2. Ce point est important : Kraglievich (1940) et Reig (1952, 1958) ont noté que, non seulement chez *Ch. novum* et *Ch. irenense*, mais aussi chez *Protohydro-*

choerus (cf. Kraglievich, 1940 : 495), I_1 était plus étroite que chez *Hydrochoerus* ; or c'est l'inverse qui s'observe chez *Ch. saavedrai*, lequel occupe donc, par cette caractéristique, une position isolée parmi les Protohydrochoerinae. Sans doute en relation avec cette robustesse, I_1 de *Ch. saavedrai* se prolonge vers l'arrière jusque sous le milieu de M_2 (spécimen V.001), ou même sous la partie postérieure de M_2 (spécimen V.3052), tandis qu'elle n'atteint que le milieu de M_1 chez *Ch. novum* (cf. Reig, 1952), comme d'ailleurs chez *Hydrochoerus*.

Tableau I. — Mesures (en mm) de la mandibule et des dents inferieures de *Chapalmatherium*.

		← Ch. saavedrai →			← Ch. novum →		Ch. irenense
		M.N.H.N. AYO 236	M.N.H.N. Bol. V. 001	M.N.H.N. Bol. V. 3052	M.A.C.N. 7106 d'ap.KRAGL.,1940	M.M.P. 236 d'ap. REIG,1952	Ch.N.H.M. P-14282 d'ap. REIG,1958
Long. du bord post. M_3 au bord antérieur symphyse		env. 132,0	env. 130,5	env. 126,0	-	149,0	-
Symphyse :	longueur	env. 65,0	env. 70,5	60,4	-	79,0	-
	hauteur	30,8	35,4	29,6	-	27,5	17,5
Long. diastème mandibule		env. 65,0	env. 65,0	60,0	-	76,0	env.40 (env.50)
Hauteur mandibule	sous arête moy. ext. de P_4	34,2	env. 35,3	34,0	-	32,0	24,0
	sous arête ant. ext. de M_2	36,4	env. 37,0	36,2	-	37,0	27,5
I_1	largeur	11,0	11,3	-	9,6	8,0	-
	diam. ant.-post.	8,4	8,0	-	7,0	6,5	-
Long. P_4-M_3		69,4	68,6	env. 65,2	80,0	75,0	57,3
P_4	Longueur	16,8	15,7	14,8	18,0	17,3	13,1
	Largeur milieu	7,4	7,5	7,5	8,0	7,5	6,0
	Largeur post.	7,4	7,9	7,4	8,3	8,2	6,2
M_1	Longueur	14,6	15,0	14,0	17,2	17,0	14,0
	Largeur ant.	8,5	8,7	8,4	9,2	8,9	6,6
	Largeur moy.	8,6	8,5	8,7	-	-	6,4
	Largeur post.	9,1	9,2	8,4	9,8	9,9	-
M_2	Longueur	17,0	16,4	15,5	19,0	19,1	16,8 (14,5)
	Largeur ant.	9,3	9,4	9,1	10,5	10,0	7,8
	Largeur moy.	10,2	10,5	10,3	(11,7)	(11,9)	-
	Largeur post.	11,4	11,9	10,1	12,3	12,3	8,7
M_3	Longueur	20,2	21,3	-	23,0	20,4	15,0
	Largeur ant.	12,7	12,6	-	14,6	14,0	10,0
	Longueur moy.	12,7	13,4	-	15,7	15,0	10,8
	Longueur post.	11,0	12,4	-	12,3	12,0	8,0

NOTA : Les chiffres entre parenthèses correspondent à des dimensions calculées d'après les figures de KRAGLIEVICH et de REIG, pour compléter ou éventuellement corriger les mesures données par ces auteurs.

Rectification : Le spécimen de la 1ère colonne porte le nº AYO 226 (non 236).

Les molariformes (P_4-M_3) concordent avec *Chapalmatherium* par leur morphologie générale. Leurs dimensions relatives varient quelque peu ; cependant, chez les deux grandes espèces, *Ch. novum* et *Ch. saavedrai*, les longueurs respectives s'ordonnent comme suit : $M_1 < P_4 < M_2 < M_3$. Il est plus difficile de se prononcer pour *Ch. irenense*, qui a subi des restaurations (notamment le 3e prisme de M_1 et la lame antérieure du 1er prisme de M_2) ; de plus, des erreurs d'impression sont sans doute responsables de certains chiffres évidemment erronés : ainsi, d'après le texte de Reig (1958), M_2 aurait une longueur de 16,8 mm et serait donc la plus longue des molariformes ; alors que, calculée d'après la figure donnée par le même auteur, elle n'atteindrait que 14,5 mm environ. Compte tenu de cette rectification, on obtient les relations suivantes : $P_4 < M_1 < M_2 < M_3$, avec des écarts très faibles

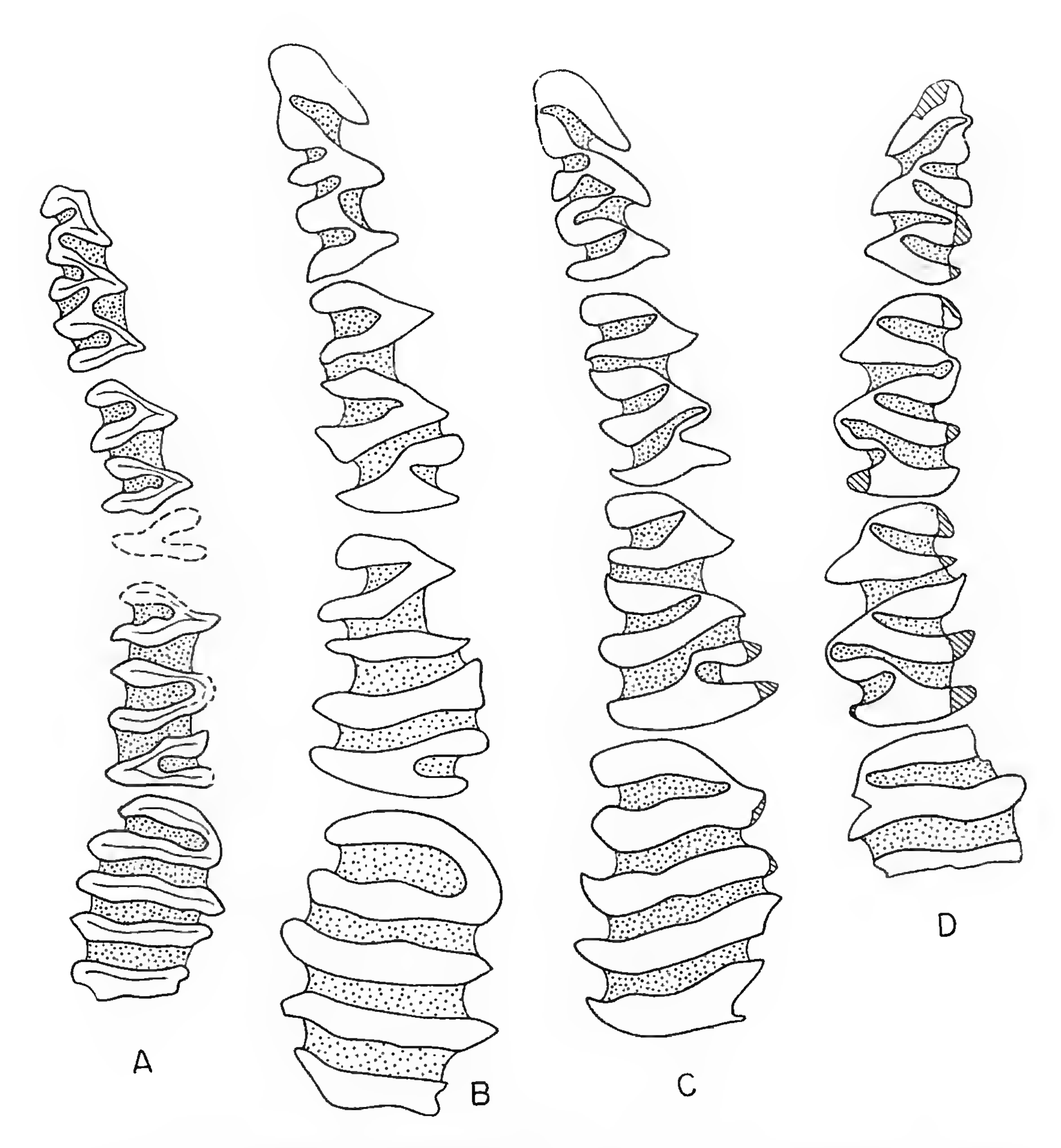


Fig. 2. — *Chapalmatherium*, séries molariformes, surfaces occlusales, x 2 : A, *Ch. irenense* Reig, holotype (Ch. NHM, P. 14282), d'après Reig ; B, *Ch. novum* Ameghino (MMP. 236), d'après Reig ; C et D, *Ch. saavedrai* nov. sp. (MNHN Bol., V. 001 et V.3052).

d'une dent à l'autre, ce qui, sur graphique, donnerait un schéma très différent de celui des autres espèces du même genre.

Les replis d'émail [1], sur la surface occlusale des molariformes de *Ch. saavedrai*, montrent que les incisures, du côté lingual, sont plus profondes, plus étroites et plus obliques que chez *Ch. novum* et chez *Ch. irenense* ; il en résulte que le fond de ces incisures atteint presque l'émail du côté opposé de la dent. De plus, du fait de leur obliquité (en direction antéro-latérale), leur fond se situe beaucoup plus en avant par rapport aux arêtes labiales correspondant au même prisme.

P_4 présente quelques particularités. Chez *Ch. saavedrai*, son prisme antérieur ne porte pas d'incisure profonde du côté lingual, tout au plus une légère échancrure : c'est là un caractère plésiomorphe, conservé aussi par *Ch. novum*, et qui est la règle chez les Cardiatheriinae. Au contraire, *Ch. irenense* possède cette incisure antéro-linguale de P_4 (caractère apomorphe acquis parallèlement par cette dernière espèce, par *Protohydrochoerus* et par divers Hydrochoerinae).

D'autre part, P_4 de *Ch. saavedrai* diffère de celle des deux autres espèces du genre par son incisure postéro-labiale (entre 2e et 3e prismes), qui s'enfonce d'abord obliquement (en direction antéro-médiale), puis s'incurve, de sorte que sa partie profonde est pratiquement transversale. Sur la même dent, cette incisure postéro-labiale et l'incisure postéro-linguale du 2e prisme dépassent l'axe longitudinal de la dent beaucoup plus que chez *Ch. novum* et *Ch. irenense*. [Notez que cette disposition est encore accentuée chez *Protohydrochoerus perturbidus* (Amegh.) ; mais *Ch. saavedrai* se distingue par le fait que, contrairement à ce dernier, les deux incisures ne sont pas parallèles entre elles.]

D'autres particularités, relevées sur le matériel étudié, ont un caractère individuel. Ainsi, sur la P_4 du spécimen V.3052 (fig. 2 D), en face du fond de l'incisure antéro-latérale, on observe sur la face linguale une colonnette assez proéminente qui n'apparaît pas (ou à peine) sur les autres spécimens (holotype et V.001).

De même, chez l'holotype (AYO.226, fig. 1 et pl. 1, A) l'échancrure linguale de la 2e lame du prisme antérieur de M_3 représente un trait individuel. C'est aussi le cas, sur le spécimen V.3052 (fig. 2 D), de l'échancrure labiale affectant la même lame de M_3.

Enfin, d'autres particularités seront considérées plus loin : elles correspondent à différents stades d'usure des molariformes, selon l'âge individuel de l'animal.

2. Crâne et dents supérieures

Le spécimen AYO.193, bien que très incomplet et fragmentaire, permet de confirmer l'appartenance de l'espèce bolivienne au genre *Chapalmatherium*, par comparaison avec *Ch. novum* et *Hydrochoerus hydrochaeris* ; il apporte aussi quelques compléments à la connaissance du genre pliocène.

Une portion du plafond crânien a pu être reconstituée à partir de fragments. Elle comprend des parties des frontaux, des pariétaux et du supraoccipital. Les sutures sont encore bien visibles, à l'exception de l'interpariétale, complètement oblitérée. L'os pariétal unique

1. Pour la description des molariformes des Hydrochoeridae, les auteurs latino-américains (Rusconi, 1939 ; Kraglievich, 1940 ; Pascual & Bondesio, 1961 ; Pascual, 1967) ont proposé diverses terminologies et abréviations entre lesquelles nous n'avons pas voulu choisir. Il faut souhaiter qu'un accord général intervienne sur une nomenclature unique.

résultant mesure 51 mm sur la ligne médiane, mais il atteint 57 mm au long de lignes para-sagittales situées à 1 cm de chaque côté de l'axe (ceci dû aux indentations de la suture pariéto-occipitale). La disposition des crêtes temporales rappelle *Ch. novum*, mais elles se rejoignent plus tôt, un peu en avant du milieu de la ligne interpariétale ; elles s'accolent alors étroitement, formant vers l'arrière un double bourrelet sagittal, plus net et bien plus étroit que celui de *Ch. novum* (d'après la figure 2 de Reig, 1952). De ce fait, la partie antérieure subplane de l'os pariétal (marquée par une dépression sagittale) est réduite, et les fosses temporales s'étendent davantage sur cet élément osseux. Les surfaces d'insertion des muscles temporaux ne sont pas lisses, mais présentent des reliefs irréguliers, disposés selon des lignes courbes, grossièrement parallèles aux crêtes temporales.

Le corps du basisphénoïde est connu, mais ne présente pas de particularités notables.

Les deux condyles occipitaux ont été retrouvés ; leur surface articulaire mesure 25,7 mm de largeur maximale ; elle se distingue de celle d'*Hydrochoerus* par l'aplatissement et la plus grande extension de sa partie horizontale (= inférieure), qui n'est séparée du gros foramen condylien et de la base de l'apophyse paraoccipitale que par des intervalles très réduits.

Le complexe pétrosal + bulle auditive est connu par la pièce droite subcomplète, et par la gauche, fragmentée ; ce qui permet d'observer aussi bien l'intérieur de la bulle que les différentes faces de ce complexe osseux. Malheureusement, une comparaison précise ne peut être faite avec *Ch. novum*, dont la région auditive n'a pas été décrite en détail dans le travail de Reig (1952), encore moins avec *Ch. irenense*, dont l'arrière-crâne reste inconnu.

La face cérébrale (pl. III, Ac), plus large (antéro-postérieurement) que celle d'*Hydrochoerus* (pl. I, B2), montre le méat auditif interne, subdivisé en profondeur, et la *fossa subarcuata*, plus nette et plus étendue que chez le genre actuel. Sur la face latérale (pl. III, Al), la *pars mastoidea* est endommagée. La partie antérieure du pétrosal (qui contient le sinus épitympanique) s'étale vers le haut (d'avant en arrière) au lieu de s'effiler comme chez *Hydrochoerus* ; inférieurement, elle forme un saillant prononcé vers le bas ; d'où, sur la face ventrale (pl. III, Av), un sillon antéro-postérieur profond qui sépare le pétrosal de la bulle en avant du méat auditif externe. Cette disposition (saillant et sillon) n'existe pas chez *Hydrochoerus*. La bulle elle-même, plus globuleuse que chez ce dernier, à parois relativement épaisses, est fortement soudée au pétrosal, mais la ligne de suture reste visible sur la face ventrale. Le méat auditif est double, comme chez *Hydrochoerus* et *Ch. novum* (et aussi chez divers Cavioidea [1]) ; le foramen supérieur, le plus gros, est entouré d'excroissances osseuses disposées sur un cercle de 11,5 mm de diamètre, en arrière duquel s'ouvre le foramen stylomastoïdien. A la verticale du supérieur, mais en dehors du cercle d'excroissances, s'ouvre le méat auditif inférieur. Les deux méats sont complètement séparés par un pont osseux large de 3 mm. Mais, comme chez *Hydrochoerus*, ils pénètrent dans la bulle où leur débouché commun est entouré par l'anneau tympanique ; celui-ci constitue une sorte de rebord osseux interne, en forme de fer à cheval, qui sous-

1. On connaît ce méat double chez les Caviidae (Mones, 1974 ; Parent, 1980), les Hydrochoeridae (Mones, 1974), les Dinomyidae (Mones, 1981, et obs. pers. sur *Dinomys*) et certains Dasyproctidae (*Incamys* et *Neoreomys* fossiles, *Dasyprocta* jeune, Patterson & Wood, 1982). Cette disposition n'est donc connue que chez les Cavioidea (au sens large adopté par Patterson & Wood, 1982) avec des variantes, mais elle n'y est pas générale.

tendait le tympan : en fait, on trouve une disposition semblable chez *Hydrochoerus* (obs. pers. : pl. I, B1), où cependant les deux méats communiquent par une fente qui, semble-t-il, persiste chez l'adulte ; à des stades plus jeunes, la communication était plus large et le double méat constituait une ouverture en forme de 8 (cf. Mones, 1974). Chez *Chapalmatherium novum*, on observe une même fente, qui persiste tardivement (cf. Reig, 1952, fig. 1) ; mais elle s'oblitère complètement chez *Ch. saavedrai* adulte (spécimen AYO.193).

L'intérieur de la bulle de *Ch. saavedrai* (pl. III, B) permet de voir la chambre tympanique et le sinus épitympanique, la cochlée, les fenêtres ronde et ovale, la trompe d'Eustache, etc. L'ensemble concorde bien avec ce qu'on observe chez *Hydrochoerus*.

Un des blocs appartenant à l'individu AYO.193 comprend le palais et les dents postérieures, encore enchâssées dans les maxillaires. La largeur maximale, prise sur les bords externes de ces derniers au niveau des M^3, atteint 61,7 mm. Le palais mesure 39 mm de large entre les avant-derniers prismes des M^3, 29 mm entre les premiers prismes des mêmes dents. Il est fortement concave (flèche de 10 mm par rapport aux bords alvéolaires au niveau du 6e prisme des M^3), beaucoup plus que chez *Hydrochoerus* [alors que, selon Reig (1952 : 110), celui de *Ch. novum* est « proporcionalemente menos excavado que en el carpincho viviente »].

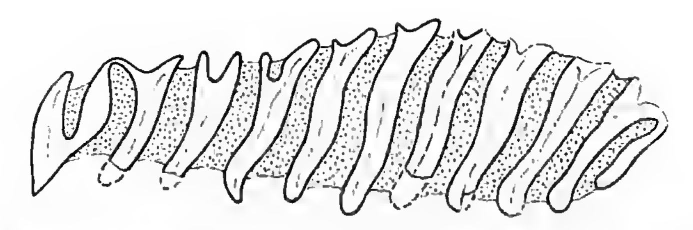


Fig. 3. — *Chapalmatherium saavedrai* nov. sp. Pliocène de Bolivie, M^3 gauche (MNHN Paris, AYO. 193), surface occlusale, x 2,16.

Parmi les dents supérieures, I^1 n'a pas encore été trouvée. P^4, M^1, M^2 ne sont connues que par des pièces fragmentaires, qui n'apportent pas d'information significative. En revanche, sur le spécimen AYO.193 (fig. 3 et pl. II), M^3 est complète à gauche (bien qu'une fente accidentelle la traverse entre les 2e et 3e prismes) et subcomplète à droite (où le 1er prisme manque). La dent comporte 11 prismes : le 1er est en forme de V, avec le bord antérieur convexe ; le 2e est une lame échancrée à son extrémité labiale, où subsiste un isthme étroit l'unissant au précédent (l'isthme est visible sur les deux M^3, à droite et à gauche) ; les suivants sont des lames séparées, plus ou moins échancrées labialement (échancrures les plus fortes sur les prismes 3 et surtout 4) ; le 10e et le 11e sont réunis labialement (il semble que les 9e et 10e l'aient été également, au moins à droite) ; le 11e est de largeur réduite, à droite plus qu'à gauche. La longueur totale de la dent est de 38,9 mm (en supposant refermée la fente accidentelle) ; la largeur maximale, mesurée perpendiculairement à l'axe, est de 12,6 mm ; mais les lames (obliques) atteignent jusqu'à 13,8 mm (6e prisme).

Il est malheureusement impossible de connaître la variabilité de cette dent chez *Ch. saavedrai*, puisqu'elle n'est connue que chez un seul individu. Il est cependant inté-

ressant de constater que le nombre des prismes (11) est plus faible que ceux qui ont été relevés chez *Ch. novum* (12 à 14) et chez *Ch. irenense* (14, chez le seul spécimen connu). Il s'agit donc, pour ce caractère, du stade le plus primitif connu dans le genre.

Évolution de la surface occlusale des molaires de *Chapalmatherium* au cours du développement ontogénique

Kraglievich & Parodi (1940) ont fait connaître cette évolution pour les molariformes du genre actuel *Hydrochoerus*. Une tentative, nécessairement limitée, peut être faite pour le genre fossile *Chapalmatherium*, en ce qui concerne les derniers stades, et spécialement pour les molaires. En fait, la séquence observée exclut les modifications qui se sont certainement produites sur P_4 dans les stades antérieurs.

Molaires inférieures

On peut distinguer cinq stades successifs :

1er stade : Les trois prismes sont encore connectés sur M_1 et M_2.

2e stade : M_1 conserve les trois prismes connectés ; sur M_2, le prisme antérieur s'est séparé des deux suivants. Ce stade est illustré chez *Ch. saavedrai* par le spécimen V.3052 (fig. 2 D).

3e stade : Sur M_1, le premier prisme est séparé ; sur M_2 les 2e et 3e prismes se séparent. L'holotype de *Ch. saavedrai* (fig. 1 B) et V.001 (fig. 2 C), probablement aussi le spécimen MACN.7106 de *Ch. novum* (cf. Kraglievich, 1940, fig. 13) correspondent à ce stade. On peut d'ailleurs distinguer un sous-stade 3 a (spécimen V.001, fig. 2 C), où la séparation entre les deux prismes antérieurs de M_1 vient de se produire, et un sous-stade 3 b (holotype, fig. 1 B) où cette séparation est plus nette et où la rupture de l'isthme qui unit les 2e et 3e prismes est prête à se produire.

4e stade : Les prismes de M_1 et M_2 sont séparés ; le type de *Ch. irenense* (fig. 2 A) illustre ce stade.

5e stade : Il est caractérisé par la séparation, sur M_2, des deux lames constituant le 2e prisme. Ce stade est atteint par le spécimen MMP.236 (*Ch. novum* de la coll. Scaglia) (cf. Reig, 1952, fig. 5 et ici fig. 2 B). Selon Reig, il s'agit d'une « notable variación ». Nous pensons au contraire que cette séparation devait se produire normalement chez les individus âgés, réalisant le dernier stade du développement ontogénique de *Chapalmatherium*. Il faut d'ailleurs noter que, chez les membres avancés (notamment *Hydrochoerus*) de la sous-famille des Hydrochoerinae, cette disposition ne représente plus un stade individuel tardif, mais est réalisée très précocement.

Molaires supérieures

Seule M^3 apporte quelques éléments de discussion concernant son évolution au cours du développement ontogénique de *Chapalmatherium*. Ici aussi, le problème a été étudié chez *Hydrochoerus* par Kraglievich & Parodi (1940) : chez ce genre, au cours de la vie

individuelle, les prismes de M^3, d'abord réunis du côté labial, se séparent progressivement de l'avant vers l'arrière, le dernier seul restant toujours uni à l'avant-dernier.

Pour *Chapalmatherium*, Reig (1962, fig. 4) a abordé le même problème en comparant trois M^3 attribuées à *Ch. novum* et mesurant respectivement 25,0, 36,5 et 47,5 mm de longueur. Il en conclut que chez ce genre, au cours du développement ontogénique, la surface occlusale de M^3 présente d'abord des prismes séparés (sauf les deux derniers, réunis du côté labial) ; ensuite les lames acquerraient une échancrure labiale affectant d'abord les antérieures, puis les suivantes jusqu'à l'avant-dernière. De plus, la largeur de la dent, d'abord presque uniforme sur toute la longueur, présenterait ensuite (dents de longueur moyenne) un renflement vers le tiers postérieur ; finalement (dans les dents les plus fortes) cet élargissement local tendrait à s'atténuer.

Une telle évolution, si différente de celle observée chez *Hydrochoerus*, est assez surprenante. On peut d'abord s'étonner que la M^3 du très jeune *Chapalmatherium* soit pratiquement du même type que celle d'un *Hydrochoerus* adulte, et la question se pose de savoir si la pièce figurée par Reig (1952, fig. 4 A) n'appartiendrait pas à un Hydrochoeriné d'âge chapadmalalien !

Par ailleurs, les variations différentielles concernant la largeur de la dent sont difficiles à imaginer pour un type élasmodonte.

Enfin la M^3 de *Ch. saavedrai* nous montre chez un adulte la présence d'un isthme de liaison entre les deux premiers prismes. Il ne peut s'agir ici d'une néoformation, mais bien de la persistance d'un caractère primitif (ou juvénile), qui devait donc être présent à des stades antérieurs et, sans doute, exister aussi entre des prismes situés plus en arrière.

Il est certain que le développement ontogénique (et phylogénique) de la M^3 des Protohydrochoerinae diffère de ce que l'on connaît chez *Hydrochoerus* ; c'est ce que montrent la présence chez l'adulte d'échancrures des lames du côté labial (les plus fortes se situant vers les prismes 3 à 5) et aussi la persistance tardive, chez *Ch. saavedrai*, d'une liaison entre les deux premiers prismes. Mais les schémas proposés par Kraglievich et par Reig devront être reconsidérés. En fait, notre information actuelle est clairement insuffisante et ne permet pas de proposer une solution satisfaisante.

CONCLUSIONS

1. Diagnose du genre *Chapalmatherium*

Compte tenu des caractères de l'espèce bolivienne, deux points sont à modifier dans la diagnose générique proposée par Pascual (1967 : 118) : les M^3 de *Chapalmatherium* présentent 11 à 14 prismes (et non 12 à 14) ; l'incisive inférieure, selon les espèces, est relativement plus étroite ou plus large que celle d'*Hydrochoerus*.

2. Distribution géographique et stratigraphique de *Chapalmatherium*

La découverte d'une espèce de *Chapalmatherium* dans le Pliocène de l'Altiplano bolivien ajoute un nouveau territoire, très éloigné du premier connu, à l'aire de distribution

du genre. Ses restes ont d'abord été recueillis dans des sédiments pliocènes situés en terre basse, au long de la côte Atlantique, par 38°-39° S et 57° 1/2-59° W. Nous en retrouvons dans les Andes, à l'altitude (actuelle) de 3 800 m, par 17°-17° 1/2 S et env. 68° W. Certes, au Pliocène, le site bolivien devait être moins élevé qu'aujourd'hui, mais la formation Umala, postérieure au plissement fini-miocène, s'est déposée en altitude, comme le montre d'ailleurs, dans l'Altiplano bolivien, le changement brutal de la faune pliocène locale, comparée à celle du Miocène supérieur. Cette trouvaille nous indique que le genre *Chapalmatherium* n'inclut pas uniquement des formes de plaine et de climat tempéré ; une de ses espèces, au moins, a vécu en montagne, dans la zone intertropicale. Mais nous sommes évidemment loin de connaître l'extension de l'aire de distribution du genre. La disjonction apparente de celle-ci, et sa restriction à deux petits territoires, traduisent en fait notre connaissance très incomplète des faunes pliocènes sud-américaines.

La distribution verticale du genre apparaît, elle aussi, très restreinte, mais il se peut qu'ici nos informations soient plus proches de la réalité. Tous les spécimens connus proviennent du Pliocène, et plus précisément du Pliocène supérieur et moyen (formations Chapadmalal et Irene en Argentine : sommet de la formation Umala en Bolivie). D'après notre documentation, il est pratiquement certain que le genre n'a pas franchi la limite Pliocène-Quaternaire. En revanche, il ne serait pas surprenant d'en rencontrer quelque représentant un peu plus ancien, notamment dans le Montehermoséen s.s. Il en résulte que, jusqu'à plus ample information, il est permis de considérer *Chapalmatherium* comme un genre propre au Pliocène.

3. Relations phylétiques

Les trois espèces de *Chapalmatherium* actuellement reconnues sont clairement distinctes. Chacune se caractérise à la fois par des traits apomorphes et par d'autres, plésiomorphes.

Ainsi, l'espèce *Ch. irenense* diffère des deux autres par sa petite taille (caractère vraisemblablement primitif), mais aussi par la présence d'une incisure antéro-linguale affectant le 1er prisme de P_4 (caractère dérivé, qui a été acquis indépendamment dans d'autres lignées, notamment celle de *Protohydrochoerus* et celle d'*Hydrochoerus*). On ne peut donc, malgré son ancienneté relative et sa petite taille, la placer dans l'ascendance directe de l'une ou l'autre des deux grandes espèces. Il s'agit plutôt d'un rameau latéral, détaché précocement du tronc ancestral de *Chapalmatherium*.

Ch. saavedrai est apparemment plus primitif que *Ch. novum* (et aussi que *Ch. irenense*) par le petit nombre de prismes de M^3. Mais les particularités des incisures linguales de ses molaires inférieures et, peut-être, le renforcement de son incisive (inconnu chez d'autres membres de la sous-famille) traduisent une évolution plus avancée. Ces deux taxons peuvent être considérés comme deux espèces sœurs, différenciées par ségrégation géographique, et dont le mode de vie pourrait avoir été quelque peu différent (le renforcement de l'incisive chez l'espèce bolivienne traduirait peut-être une adaptation particulière).

Au niveau supragénérique, la phylogénie proposée par Kraglievich et affinée par Mones semble tout à fait satisfaisante, au moins dans ses grandes lignées : *Chapalmatherium* et *Protohydrochoerus* apparaissent comme deux genres frères, constituant la sous-famille des Protohydrochoerinae (monophylétique) ; celle-ci s'enracine dans les Cardiatheriinae (paraphylétiques) ; de ces derniers sont issus également les Hydrochoerinae.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ameghino, F., 1908. — Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *An. Mus. nac. B. Aires*, **10** : 343-428, 16 fig.

Evernden, J. F., S. F. Kriz & C. Cherroni, 1966. — Correlaciones de las formaciones terciarias de la cuenca altiplánica a base de edades absolutas... *Serv. geol. Bolivia. Hoja informativa*, La Paz, nº 1.

Hoffstetter, R., 1980. — Utilización de la escala cronoestratigráfica en el Terciario mammalífero sudamericano. *Act. IIº Congr. argent. Paleont.* y *Ier Congr. Latino-amer. Paleont.*, Buenos Aires, 1978, **2** : 1-6.

Hoffstetter, R., C. Martinez, J. Muñoz-Reyes & P. Tòmasi, 1978. — Le gisement d'Ayo Ayo (Bolivie), une succession stratigraphique Pliocène-Pléistocène datée par des Mammifères, *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **273** D : 2472-2475, 4 fig.

Kraglievich, L., 1934. — La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal... Montevideo (Imp. El Siglo Ilustrado). 1 vol. : 136 p.

— 1940. — Monografia del gran carpincho corredor plioceno *Protohydrochoerus* (Rovereto) y formas afines. *In* : L. Kraglievich, Obras de Geologia y Paleontologia. III : 485-556, 13 fig. + 1 dépl.

Kraglievich, L., & L. J. Parodi, 1940. — Morfologia normal y morfogénesis de los molares de los carpinchos. *Ibid.*, III : 437-484, 3 fig. + 3 dépl.

Lavenu, A., 1978. — Néotectonique des sédiments plio-quaternaires du nord de l'Altiplano bolivien (région de La Paz, Ayo Ayo, Umala). *Cah. ORSTOM*, sér. Géologie, **10** : 115-126, 17 fig.

Martinez, C., 1980. — Structure et évolution de la chaîne hercynienne et de la chaîne andine dans le nord de la Cordillière des Andes de Bolivie. *Trav. Docums ORSTOM*, nº 119 : 1-352, 12 pl., 2 cartes h.t.

Mones, A., 1974. — Estudios sobre la familia Hydrochoeridae (Rodentia). III. Osteologia comparada de la región auditiva de *Hydrochoerus* Brisson con formas afines. *Ameghiniana*, **11** (1) : 39-57, 28 fig.

— 1975. — Id. V. Revalidación de sus caracteres morfológicos dentarios con algunas consideraciones sobre la filogenia del grupo. *Act. Ier Congr. argent. Paleont. Bioestratig.*, Tucumán, 1974, **2** : 463-476, 2 fig.

— 1981. — Sinopsis sistemática de la familia Dinomyidae (Mammalia, Rodentia, Caviomorpha). *An. IIº. Congr. latino-amer. Paleont.*, Porto Alegre 1981 : 605-619.

Parent, J. P., 1980. — Recherches sur l'oreille moyenne des Rongeurs actuels et fossiles. *Mem. Trav. EPHE Inst. Montpellier*, nº 11 : 286 p., 16 pl.

Pascual, R., 1967. — Hydrochoeridae. *In* : Borello edit. : Paleontografia Bonaerense. Comis. Invest. Cientif. La Plata. Fasc. IV, Vertebrata : 113-120, lám. LII-LIV.

Pascual, R., & R. Bondesio, 1961. — Un nuevo Cardiatheriinae (Rodentia, Hydrochoeridae) de la Formación Monte Hermoso (Mioceno superior) de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, **1** (6) : 93-111, 1 fig., 2 lám.

Patterson, B., & A. E., Wood, 1982. — Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **149** (7) : 371-543, 31 fig.

Reig, O. A., 1952. — Nuevos datos descriptivos sobre *Chapalmatherium novum* Amegh. *Revta Mus. munic. Cienc. nat. Mar del Plata*, **1** (1) : 105-117, 5 fig.

— 1958. — Sobre una nueva especie del género *Chapalmatherium* (Rodentia, Hydrochoeridae) del Plioceno del Rio Quequén Salado. *Physis*, **21** (60) : 32-40, 3 fig.

Rusconi, C., 1939. — El premolar inferior de los grandes carpinchos extinguidos. *Revta Soc. cient. argent.*, **128** : 233-239, 11 fig.

Villarroel, C., 1975. — Dos nuevos Ctenomyinae (Caviomorpha, Rodentia) en los estratos de la formación Umala (Plioceno superior) de Vizcachani (Prov. Aruma, Dpto. La Paz, Bolivia). *Act. 1er Congr. argent. Paleont. Bioestratig.*, Tucumán, 1974, **2** : 495-503, 1 fig.

PLANCHE I

A : *Chapalmatherium saavedrai* nov. sp., Pliocène de Bolivie, holotype (MNHN Paris, AYO.226), série molariforme droite, vue perpendiculaire à la surface occlusale, × 2,05.

B : *Hydrochoerus hydrochaeris* L., actuel, Guyane, × 2. B1 : Vue interne de la bulle auditive gauche, montrant l'anneau tympanique, à l'intérieur duquel débouchent en un seul orifice les deux méats auditifs externes, ici séparés par un pont osseux incomplet ; vers la droite, sinus épitympanique. B2 : Face cérébrale du pétrosal gauche, montrant le méat auditif interne et, vers le haut, la *fossa arcuata*.

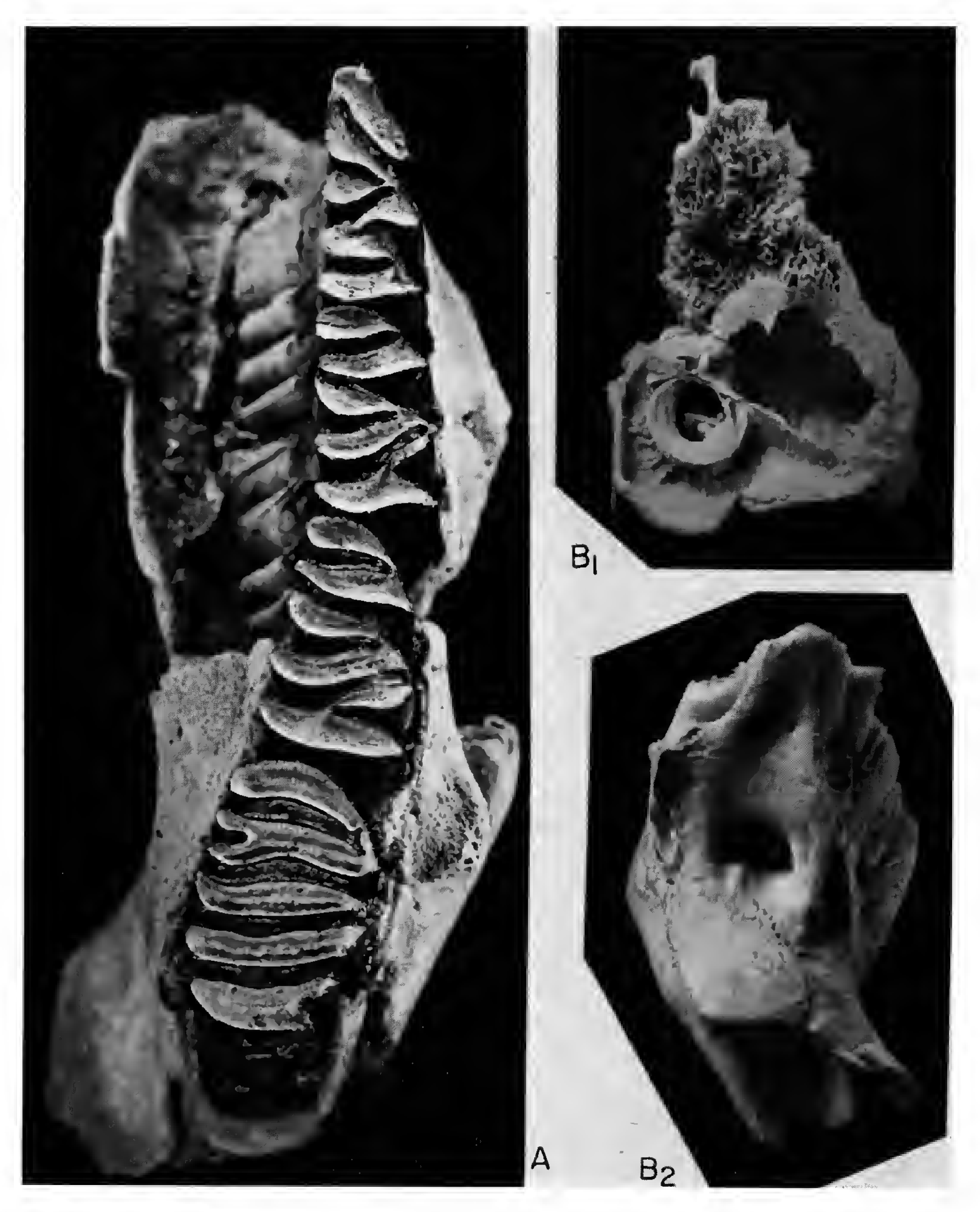


PLANCHE I

PLANCHE II

Chapalmatherium saavedrai nov. sp. (MNHN Paris AYO. 193), palais et dents supérieures, × 2,1. En haut, vue perpendiculaire à la surface occlusale de M^3 gauche ; noter la concavité du palais. En bas, vue partielle perpendiculaire à la surface occlusale de M^3 droite.



PLANCHE II

PLANCHE III

Chapalmatherium saavedrai nov. sp. (MNHN Paris AYO. 193), × 2.

A : Bloc pétrosal + bulle auditive droits, face latérale (Al), ventrale (Av) et cérébrale (Ac). Noter les deux méats auditifs externes, séparés par un pont osseux ; le supérieur est entouré par un cercle d'excroissances osseuses ; à l'extérieur de ce cercle s'ouvrent le méat inférieur et, en arrière du méat supérieur, le foramen stylo-mastoïdien. Sur la face ventrale, le pétrosal forme un saillant séparé de la bulle par un sillon profond. Sur la face cérébrale, voir le méat auditif interne et la *fossa subarcuata*.

B : Fragment du pétrosal gauche, face intra-bullaire, montrant le plafond de la chambre tympanique (ici en bas), et, au-dessus, le sinus épitympanique ; la cochlée (qui est ouverte près de son apex par suite d'un accident de fossilisation), les fenêtres vestibulaire et cochléaire, ainsi que la trompe d'Eustache, présentent une disposition très semblable à celle d'*Hydrochoerus* (cf. Mones, 1974, fig. 8).



PLANCHE III



Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section C, n° 1 : 81-101.

Les origines africaines des Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) miocènes des lignites de Grosseto (Toscane, Italie)

par Herbert Thomas

Kurzfassung. — Die Untersuchung der Boviden aus dem Miozän von Casteani und Monte Bamboli (Grosseto, Italien) ergibt, dass *Maremmia haupti* (Weithofer) eng mit der Gruppe *Aepyceros*-Alcelaphini verwandt ist — die Vereinigung dieser drei Taxa ergibt hier die Alcelaphinae — und dass *Tyrrhenotragus gracillimus* zu den Neotragini gehört. Da die Alcelaphinae und die Neotragini fast ausschliesslich afrikanisch sind, liegt der geographische Ursprung dieser zwei Boviden zweifellos in Afrika. Die interkontinentalen Beziehungen zwischen Toskana und Afrika waren sehr wahrscheinlich von kurzer Dauer und haben während der Zeitspanne — Mittleres bis Oberes Turolium — stattgefunden.

Abstract. — The examination of the bovid remains, principally from Casteani and Monte Bamboli (Grosseto, Italy) reveals that *Maremmia haupti* (Weithofer) is closely related to the *Aepyceros*-Alcelaphini group — the union of these three taxa defines herein the Alcelaphinae — while *Tyrrhenotragus gracillimus* is considered a Neotragini. As the Alcelaphinae and Neotragini are almost exclusively african, *M. haupti* and *T. gracillimus* undoubtedly originated from that continent. A land connection between Tuscany and Africa, probably of short duration, existed most likely before the middle or late Turolian.

Résumé. — L'examen des restes de Bovidés provenant principalement de Casteani et de Monte Bamboli (Grosseto, Italie) a permis de préciser que *Maremmia haupti* (Weithofer) est étroitement apparenté à l'ensemble *Aepyceros*-Alcelaphini — la réunion de ces trois taxons définissant les Alcelaphinae — et que *Tyrrhenotragus gracillimus* est un Neotragini. Les Alcelaphinae et les Neotragini étant presque exclusivement africains, l'aire continentale d'origine de ces deux Bovidés est sans aucun doute l'Afrique. La relation terrestre entre la Toscane et l'Afrique, probablement de courte durée, a dû se produire avant le Turolien moyen ou supérieur.

H. Thomas, *Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, et Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75016 Paris.*

Introduction

Les lignites dits de Grosseto en Toscane sont célèbres pour avoir livré les restes d'*Oreopithecus bambolii* Gervais dont l'origine et la parenté phylogénétique sont toujours discutées (Szalay & Delson, 1979 : 425-427 ; Delson, 1979 : Hoffstetter, 1982). Depuis longtemps, nombre d'auteurs ont souligné la singularité de la faune accompagnant ce Primate. Cette faune provient en fait de plusieurs localités dont les plus importantes sont Monte Bamboli, Casteani, Monte Massi, Baccinello et dans une mesure moindre Ribolla. Depuis plusieurs années le docteur J. Hürzeler étudie plus particulièrement la faune pro-

venant des quatre niveaux fossilifères reconnus dans les sédiments néogènes de Baccinello dont les trois premiers ont été désignés par LORENZ (1968) par les sigles V_1, V_2 et V_3. Ces faunes ont fait jusqu'à présent l'objet de deux notes préliminaires (HÜRZELER, 1975 ; HÜRZELER & ENGESSER, 1976) et de la description sommaire d'un des Bovidés des « lignites de Grosseto » (HÜRZELER, 1983). Dans la première de ces notes, HÜRZELER indique que, de l'avis de la plupart des auteurs, les Muridés et les Bovidés des lignites de Grosseto seraient d'origine eurasiatique. HÜRZELER (1975) estime cependant qu'une origine africaine ne peut être écartée. Cette hypothèse avait déjà été évoquée par THALER (1973) et par PECORINI *et al.* (1974). Par la suite, HÜRZELER & ENGESSER (1976) semblent avoir acquis la conviction que les faunes des niveaux V_1 et V_2 de Baccinello, du moins les Bovidés, aient eu leur centre d'origine en Afrique. Ceci est particulièrement clair pour leur Bovidé I, *Maremmia haupti* (Major selon Weithofer) qu'ils attribuent à un Alcelaphide (sic), taxon typiquement africain. Plus récemment, HÜRZELER (1983) conclut qu'il ne peut y avoir de doute quant à l'origine africaine de *Maremmia*. D'une part, en effet, l'existence des Alcelaphini n'est pas attestée en Europe, d'autre part leur immigration est tardive en Asie : l'unique Alcelaphini *Damalops palaeindicus* (Falconer) apparaît, sur ce continent, dans la Formation Pinjor des Siwaliks.

Ayant eu l'occasion d'examiner dans les collections du Museo di Geologia e Paleontologia à Florence les restes de Bovidés décrits par WEITHOFER (1888) et par DEL CAMPANA (1918), ainsi que ceux des collections de l'Accademia dei Fisiocritici à Sienne, j'ai tenté de préciser les relations phylogénétiques des Bovidés *Maremmia haupti* et *Tyrrhenotragus gracillimus* (Weithofer), reconnus par ailleurs dans les lignites de Baccinello.

Les restes que j'ai examinés proviennent principalement des mines de lignites de Casteani et de Monte Bamboli, accessoirement de Monte Massi, Serrazzano et Tatti. Je n'ai pas eu accès aux quelques restes provenant des lignites de Ribolla, entreposés au Musée de Pise et décrits d'abord par MERCIAI (1907), puis par DEL CAMPANA (*ibid.*). Quant au matériel fossile plus important de Baccinello, réuni par J. HÜRZELER depuis 1956, il fera l'objet prochainement d'une importante monographie de la part de cet auteur.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LA NOMENCLATURE DES BOVIDÉS DE BACCINELLO

Cinq Bovidés ont été signalés par HÜRZELER & ENGESSER (1976) dans les niveaux V_1 et V_2 de Baccinello. Ils comprennent trois genres nouveaux et une forme indéterminée :

— *Maremmia* représenté par deux espèces selon HÜRZELER (1983) : *M. haupti* (Major selon Weithofer) et *M. lorenzi* Hürzeler, 1983.

— *Tyrrhenotragus* qui ne comprend que l'espèce-type : *Tyrrhenotragus gracillimus* (Weithofer) ;

— « *Etruria* n. gen. », restreint également à l'espèce-type : « *Etruria viallii* n. gen. et sp. ».

Aucune indication, au sens du Code International de Nomenclature Zoologique, ne figurant dans la publication de HÜRZELER & ENGESSER (*ibid.*) et HÜRZELER (1983) à pro-

pos du nouveau taxon *Etruria viallii* n. gen et sp., celui-ci est inutilisable en attendant qu'il acquiert date dans une publication ultérieure.

Dans ces conditions, je suis contraint de limiter mes observations et mes remarques aux trois taxons dont les noms spécifiques sont utilisables : *Maremmia haupti* (Major selon Weithofer), *Maremmia lorenzi* Hürzeler, 1983, et *Tyrrhenotragus gracillimus* (Weithofer). *Maremmia haupti* a été considéré par Hürzeler comme l'espèce-type du genre *Maremmia*. Dans les trois cas, aucun type n'ayant été désigné dans les publications originales, ni par la suite, je désignerai ci-après des lectotypes. Enfin, selon Weithofer (1888 : 365) le nom spécifique *Antilope haupti* fut utilisé par Forsyth Major *in schedis* (dans les notes) pour désigner les restes d'Antilopes conservés au Musée de Florence. Or, tout comme Merciai (1907), Del Campana (1918) et Hürzeler & Engesser (1976), je n'ai pas trouvé mention du nom spécifique *Antilope haupti* dans les travaux de Forsyth Major. Il est certain que Forsyth Major n'a jamais publié ce nom qu'il avait dû employer dans des notes manuscrites auxquelles Weithofer a manifestement eu accès. Par ailleurs, Major (1872) n'a reconnu à Monte Bamboli qu'un seul Bovidé (*Antilope*) auquel il faudrait ajouter un petit Ruminant qui présentait selon lui des rapports avec les *Moschus*. Ce dernier pourrait peut-être correspondre au petit Bovidé *Tyrrhenotragus gracillimus*.

Il en résulte qu'on ne peut considérer Major comme l'auteur du nom spécifique *Antilope haupti*. Il convient d'attribuer ce nom, en tout état de cause, à Weithofer (1888), celui-ci l'ayant employé pour la première fois.

Abréviations : IGF, Istituto di Geologia e Paleontologia, Florence ; AFS, Accademia dei Fisiocritici, Sienne ; IPP, Institut de Paléontologie, Paris.

SYSTÉMATIQUE

Famille Bovidae

Sous-famille Alcelaphinae

Genre **MAREMMIA** Hürzeler & Engesser, 1976

Diagnose : Provisoirement celle de l'espèce-type.

Espèce-type : *Maremmia haupti* (Weithofer, 1888).

Maremmia haupti (Weithofer, 1888)

1888 — *Antilope haupti* Major ; Weithofer, p. 365.
1907 — *Antilope haupti* Major ; Merciai, p. 84-85, tav. III, fig. 6-9, tav. IV, fig. 1-3.
1918 — *Gazella haupti* Major ; Del Campana, p. 170-194, tav. XV, fig. 1-3. tav. XVI, fig. 1-7, tav. XVII, fig. 1-7, tav. XVIII, fig. 1-9.
1975 — Bovidé I gen. nov. (= « *Antilope* » resp. « *Gazella* » *haupti* Weithofer) ; Hürzeler, p. 875.

1976 — *Maremmia haupti* (Major selon Weithofer) ; Hürzeler & Engesser, p. 333.
1983 — *Maremmia haupti* (Weithofer, 1888) ; Hürzeler, p. 497-503.

Diagnose : Forme éteinte d'Alcelaphinae. D'après les chevilles osseuses et la denture, celle-ci pourrait être plus petite que le plus petit des Alcelaphini actuel, le Bontebok-Blesbok (*Damaliscus dorcas*). Chevilles osseuses recourbées vers l'arrière, à section subcirculaire à ovale, présentant une faible compression transversale. Pédicule développé à l'avant. Pas de sinus dans la cheville ni dans le pédicule. Présence d'ondulations sur la face antérieure des chevilles correspondant à l'existence d'étuis cornés annelés. Trous sus-orbitaires petits. Denture à forte variabilité morphologique individuelle. Incisives à croissance continue, en forme de lamelles plates se chevauchant. Canine plus réduite que les incisives. Dents jugales très hypsodontes, à peine radiculées. Présence d'un îlot central de forme variable sur toutes les molaires supérieures. Extension du lobe postérieur des M^3 avec réduction concomitante des M^1. Raccourcissement important de la rangée des prémolaires inférieures (perte des P_2 et P_3) ; raccourcissement plus modéré au maxillaire (perte des P^2). Fossettes internes des molaires avec constriction médio-latérale nette. Murailles linguales des molaires inférieures fortement ondulées. Branche mandibulaire horizontale généralement très élevée sous les molaires ; développement antéro-postérieur important de la branche montante de la mandibule avec redressement vertical.

Lectotype : Cheville osseuse IGF 11745 de Casteani, figurée par Del Campana (1918, tav. XV, fig. 3).

Remarques : Tous les spécimens sur lesquels Weithofer (1888) a fondé son taxon font partie des collections du « Museo di Geologia e Paleontologia » de Florence. Malheureusement aucune indication ni figuration, qui auraient permis de reconnaître les spécimens de la série-type, n'accompagnent le texte de Weithofer. Il est cependant clair qu'il associe plusieurs chevilles osseuses et des restes dentaires à cette espèce. A cet égard, Del Campana (1918 : 171-174) a dressé un inventaire de ces pièces qui constituent dès lors la série-type en y ajoutant les restes découverts après 1888. Parmi ces derniers, se trouve la pièce la plus complète — une portion de frontal avec ses deux chevilles osseuses IGF 11751 — qui récoltée en 1893 à Casteani par l'ingénieur Poggiali selon Del Campana (*ibid.*) ne peut faire partie du syntype. En conséquence, je choisis la cheville osseuse IGF 11745, première des pièces énumérées dans la série-type et figurée par Del Campana (*ibid.*, tav. XV, fig. 3) comme lectotype. Cette pièce provient de Casteani où elle a été récoltée par l'ingénieur Haupt, en 1879, à qui l'espèce « *Antilope* » *haupti* a été dédiée.

Localité-type : Casteani.

Description

Chevilles osseuses

La cheville osseuse IGF 11745 figurée par Del Campana (1918, tav. XV, fig. 3), et que j'ai désignée comme lectotype, n'a subi aucune déformation : cependant, son état fragmentaire ne permet pas à mon avis de préciser d'une manière rigoureuse s'il s'agit d'une cheville gauche (comme l'affirme Del Campana) ou droite. Le frontal IGF 11751 muni de ses deux chevilles osseuses (Del Campana, 1918, tav. XV, fig. 1), et de ce fait bien plus complet que la pièce précédente, présente en revanche un écrasement assez prononcé qui empêche en partie les observations sur la section des chevilles, sur l'inclinaison de celles-ci sur le toit crânien et sur leur orientation. Les autres fragments de chevilles osseuses de Casteani, dont certains sont figurés par Del Campana (*ibid.*, tav. XV, fig. 2 : IGF 11750 ; et tav. XVI, fig. 2 : IGF 11745 (même numéro que le spécimen lectotype)), également très

déformés ou mal conservés, ne permettent guère de compléter les observations. Ces restes appartenant sans aucun doute au même taxon, les caractères morphologiques des appendices frontaux de *Maremmia haupti* sont les suivants :

— chevilles osseuses plus ou moins recourbées vers l'arrière, assez fortement dans le cas du lectotype ;

— chevilles osseuses en forme de lyre en vue frontale : selon Del Campana (*ibid.*) ces chevilles osseuses seraient caractérisées dans la partie basale par une légère courbure vers l'intérieur ; elles divergeraient ensuite et se dirigeraient à nouveau vers l'intérieur dans la région apicale. Cependant, du fait de l'écrasement du frontal IGF 11751, je serai réservé sur ce dernier caractère. La région apicale, au lieu d'être dirigée vers l'intérieur, serait en réalité incurvée vers l'avant ;

— pédicule développé à l'avant ;

— section des chevilles subcirculaire à ovale, affectée par une légère compression transversale ;

— absence de sinus dans la cheville osseuse de même que dans le pédicule ;

— présence très nette d'ondulations sur la face antérieure de la cheville osseuse lectotype, correspondant à l'existence d'anneaux annuels de croissance de l'étui corné. La distance moyenne qui sépare ces ondulations, parallèles entre elles, est de l'ordre de 18-20 mm ;

— trous sus-orbitaires petits : écart entre les deux trous sus-orbitaires du frontal IGF 11751 : 32 mm.

Aucune observation n'a pu être faite sur les gouttières postcornuales.

Mensurations (en mm) de la cheville osseuse lectotype (IGF 11745) : DAP portion basale, 34 ; DAP à mi-parcours environ, 33,5 ; DT à mi-parcours environ, 28 ; DAP extrémité distale, 23 ; DT extrémité distale, 20.

Denture

L'attribution des dents à *Maremmia haupti*, défini sur une cheville osseuse isolée, est facilitée par le fait qu'à Casteani l'existence d'une seule forme de Bovidé de taille moyenne (déduite des dents) est quasi certaine. En effet, dans le matériel examiné à Florence et à Sienne, l'existence d'une seconde forme, appartenant au même genre *Maremmia*, plus évoluée que *M. haupti* et qui est celle qu'ont évoquée tout d'abord Hürzeler & Engesser (1976) sous le nom de *M. lorenzi* — reconnue par la suite par Hürzeler (1983) dans le niveau V_2 de Baccinello, à Monte Bamboli et quelques autres localités — est à mon avis très conjecturale.

Si cette forme en tout cas ne me paraît pas attestée à Casteani, certains restes dentaires, provenant notamment de Monte Bamboli, présentent toutefois des variations morphologiques dont l'interprétation fait problème et que j'aborderai brièvement par la suite.

Dans l'énumération des restes dentaires que j'attribue à *Maremmia haupti*, j'indiquerai le cas échéant, entre parenthèses, les références de figurations dans Del Campana (1918).

Les numéros des prémolaires utilisés par celui-ci correspondent à un décompte simple des prémolaires de l'avant vers l'arrière, et non pas à leur numéro d'ordre réel.

MATÉRIEL (D. C. = DEL CAMPANA)

Denture supérieure : De Casteani (localité-type) : M^1, M^2 et M^3 gauches d'un même maxillaire IGF 14624-14625 (D.C., tav. XVII, fig. 4) ; un maxillaire gauche avec P^3-M^2 IGF 14633 ; une M^3 droite IGF 14626 (D.C., tav. XVIII, fig. 5) ; une M^3 gauche IGF 14628 (D.C., tav. XVII, fig. 7) ; une M^2 gauche IGF 14617. — De Tatti : une M^2 gauche IGF 14616 (D.C., tav. XVII, fig. 2). — De Serrazzano : un fragment de maxillaire droit avec M^2-M^3 IGF 14630.

Denture inférieure : De Casteani (localité-type) : une mandibule gauche avec P_4-M_3 IGF 11746 (D.C., tav. XVI, fig. 4) ; une mandibule gauche avec M_2-M_3 IGF 11749 (D.C., tav. XVII, fig. 5) ; une mandibule gauche avec P_4-M_3 IGF 14631 (D.C., tav. XVI, fig. 6) ; une portion de mandibule droite avec un fragment de M_2 et la M_3 AFS 2665 ; une M_1 ou M_2 gauche AFS 2666. — De Monte Massi : une mandibule droite avec M_2-M_3 IGF 11742 (D.C., tav. XVI, fig. 7). — Origine incertaine (? Casteani) : une M_2 gauche IGF 14627.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DE LA DENTURE DE *Maremmia haupti*

Les dents jugales, à peine radiculées, sont très hypsodontes ; dans certains cas elles sont hypsélodontes (= euhypsodontes selon MONES 1982) — c'est-à-dire sans racines — comme l'avait noté WEITHOFER (1888). De ce fait les dents ont été à croissance prolongée mais limitée. L'indice d'hypsodontie (= hauteur au métacône × 100/longueur) de la M^3 IGF 14628 est égal à 38 × 100/17,8 = 213. L'émail des dents est légèrement ridulé. Les molaires sont sans colonnettes interlobaires. Les autres caractéristiques morphologiques sont les suivantes :

Denture supérieure : Styles fortement saillants sur la muraille externe (surtout les parastyles et mésostyles) ; piliers des paracônes et métacônes à développement plus modéré comparé à celui des styles ; faces linguales des lobes légèrement carénées ; présence d'un îlot central de forme variable sur la face occlusale de toutes les molaires ; fossettes internes des molaires assez développées avec disposition rappelant celle des Alcelaphini ; prémolaires allongées antéro-postérieurement.

Denture inférieure : Pas de plis caprins : les parastylides sont quelquefois assez développés ; muraille linguale très fortement ondulée ; liaison interlobaire transverse très étroite ; faces labiales des lobes faiblement carénées en vue occlusale dans la partie sommitale, plus arrondies au fur et à mesure de l'usure dans la partie basale ; constriction médio-latérale nette des fossettes internes des molaires ; P_4 présentant un ensemble métaconide-entoconide-entostylide soudé par suite de la fermeture des vallées 3 et 4 (suivant la nomenclature de HEINTZ 1970) ; P_4 à sillon latéral très marqué entre hypoconide et protoconide.

Pour la description du matériel dentaire de *Maremmia haupti* autre que celui de la série-type et provenant en particulier des lignites de Baccinello, je renvoie au travail de HÜRZELER (1983).

REMARQUES : Si l'on en juge d'après le matériel des collections de Florence, Sienne et Pise, il semble que le raccourcissement de la rangée des prémolaires ait davantage affecté la denture inférieure que la denture supérieure. On note en effet la perte des P_2 et P_3 à la mandibule (e.g. IGF 11746), tandis que deux prémolaires subsistent encore au maxillaire

(e.g. IGF 14633). Quant aux données sur la denture antérieure de *Maremmia haupti*, elles ont été exposées sommairement par Crusafont (1966 : 10) et surtout par Hürzeler (1983).

Observations sur la mandibule de *Maremmia haupti*

En raison de la très forte hypsodontie des dents jugales, la branche mandibulaire horizontale sous les molaires est très élevée (voir mensurations ci-dessous). Ce dernier caractère semble également lié au fait que l'effort masticateur se concentre sur la dernière molaire — comme le montre le développement du 3e lobe de la M_3 (voir fig. 2) — par suite

Tableau I. — Mensurations des dents supérieures de *Maremmia haupti* et de *Maremmia* sp.

Localités minières	N° d'inventaire		P^3	P^4	M^1	M^2	M^3
				Maremmia haupti			
Casteani	IGF 14617					15,9/10,5	
	sans n°	même			12/11,8		
	IGF 14624					18/13,8	
	IGF 14625	individu					19/10,2
	IGF 14626						17,9/12,8
	IGF 14628						17,8/12,5
	IGF 14633		8,4/7,1	9,3/9	12,8/11,4	(15)/—	
Tatti	IGF 14616					19,3/14,5	
Serrazzano	IGF 14630					17/13	19,4/11
				Maremmia sp.			
Monte Bamboli	IGF 14622					14,5/12,3	22,7/11,5
	IGF 15109						23,2/12

Tableau II. — Mensurations des dents inférieures de *Maremmia haupti*.

Localités minières	N° d'inventaire	P_4	M_1	M_2	M_3
Casteani	IGF 11746	10,6/5,8	10,5/8	15/7,9	18,4/7,4
	IGF 11749				24,8/10
	? IGF 14627			21/ —	
	IGF 14631	10,6/5,8	11,3/6,5	14,2/7,1	20,3/7,1
	? AFS n° 2664				26,8/8,7
	AFS n° 2665				25,4/8,4
Monte Massi	IGF 11742	—	—	15,8/8	23,7/8,1

de la réduction des prémolaires (Vrba, 1970 : 290). Soulignons d'autre part le développement important de la branche montante de la mandibule dans le sens antéro-postérieur et son redressement vertical. Bien que l'angle mandibulaire ne puisse être clairement défini dans ce cas, celui-ci semble inférieur à 90°. La morphologie très particulière de la branche montante est certainement en rapport avec l'importance des surfaces d'insertion du masseter, des ptérygoïdiens et du temporal.

Interprétation de la variabilité morphologique de la mandibule et des dents

L'ensemble des restes dentaires examinés présente une amplitude de variation morphologique assez étendue qui ne s'accorde guère à priori avec l'existence d'un seul taxon. La divergence morphologique concerne la hauteur de la branche mandibulaire horizontale et le développement de la M^3.

Les deux valeurs extrêmes de la hauteur de la branche mandibulaire horizontale concernent deux mandibules (IGF 11746 et IGF 11749) qui ont été figurées par Del Campana (1918, tav. XVI, fig. 4 et tav. XVII, fig. 5). La différence de hauteur de la branche horizontale des deux mandibules (voir ci-dessous) ainsi que celle des longueurs des M_3 correspondantes (voir tabl. II) sont très frappantes. Mais la morphologie des molaires étant très similaire, je rapporte ces deux spécimens de la même localité minière, Casteani, à la même espèce.

Hauteur (en mm) sous la M_2 de la branche mandibulaire horizontale : Spécimens de Casteani : IGF 11746, 24 ; IGF 11749, 34 ; IGF 14631, 28,5. Spécimen de Monte Massi : IGF 11742, 28,2.

L'accroissement de la surface occlusale de la M^3 (fig. 1) est très vraisemblablement corrélé avec la réduction des prémolaires supérieures et de la M^1 dont la réduction est considérable. Un processus tout à fait identique a été observé par Andrews (1915, pl. 19, fig. 5) sur le maxillaire du Rupicapriné *Myotragus balearicus*. Ce développement des M^3 se traduit par une extension vers l'arrière de la surface occlusale du lobe postérieur [voir la M^3

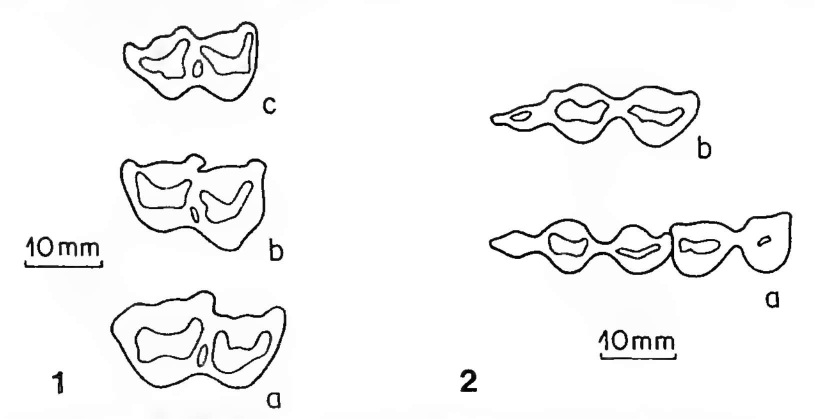


Fig. 1. — Surfaces occlusales des M^3 droites de : a, *Maremmia* sp. (IGF 15109 de Monte Bamboli) ; b et c, *Maremmia haupti* (IGF 14630 de Serrazzano (b), IGF 14626 de Casteani (c)).
Fig. 2. — Surfaces occlusales des molaires inférieures droites de *Maremmia haupti* : a, M_2-M_3 (IGF 11742 de Monte Massi) ; b, M_3 (AFS 2664 de Casteani ?).

du maxillaire IGF 14622 (D.C. tav. XVII, fig. 6) ou la M^3 isolée IGF 15109 de la figure 1]. A noter que les deux spécimens précédents, sur lesquels reposent ces observations, proviennent par contre de Monte Bamboli selon DEL CAMPANA (*ibid.*).

Dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne s'oppose à ce que l'on envisage l'existence d'une forme plus évoluée que *Maremmia haupti*, forme que l'on trouverait dans le niveau V_2 de Baccinello ainsi qu'à Monte Bamboli (HÜRZELER, 1983). Cette forme serait caractérisée en particulier par une réduction importante des dents jugales supérieures antérieures (P^3 à M^1), un accroissement consécutif de la surface occlusale de la M^3 et, par suite, de la M_3, ainsi qu'un développement des styles aux molaires supérieures.

Si tel est le point de vue développé par HÜRZELER (1983), il faut cependant tenir compte du fait que les formes insulaires — c'est le cas de *Maremmia* — peuvent présenter une très forte variabilité individuelle. De telles amplitudes de variations ont déjà été mises en évidence par exemple chez le Rupicapriné endémique de l'île de Majorque, *Myotragus balearicus* (ANDREWS, 1915 ; CRUSAFONT, 1966).

Cette variabilité morphologique inhabituelle est due sans doute à des causes internes — écarts fortuits des fréquences géniques liés à l'effectif restreint (LAMOTTE, 1961). A ces causes internes on peut sans doute ajouter des causes externes, telles que le manque de prédateurs. Cette dernière cause est évidente dans le cas des Rupicaprinés des îles Baléares (MARGALEF, 1961).

L'interprétation contradictoire qui consiste à admettre d'une manière générale une diversité spécifique possible est clairement exposée par SONDAAR (1977 : 692-694) qui souligne que les critères classiques pour différencier les formes continentales sont d'un emploi délicat quand il s'agit de les appliquer aux formes insulaires. En attendant la description complète des restes de Bovidés de Baccinello, je pencherais en faveur de l'existence d'un taxon unique *Maremmia haupti* caractérisé par une forte variabilité morphologique individuelle.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DE *Maremmia haupti*

Bien qu'ignorant tout de l'architecture du crâne de *M. haupti* et ne disposant de ce fait que d'un ensemble restreint de caractères, plusieurs hypothèses sur les relations phylogénétiques de *Maremmia haupti* peuvent néanmoins être envisagées.

RELATIONS DE PARENTÉ AVEC LE RUPICAPRINÉ *Myotragus* (Bate, 1909)

Les relations phylogénétiques entre *Maremmia haupti* et *Myotragus* ont été évoquées pour la première fois par CRUSAFONT (1966) lors du Symposium sur *Myotragus balearicus* à Deya (Majorque). Il est vrai que plusieurs caractères apomorphes — dont certains sont exceptionnels chez les Bovidés — sont communs à *Maremmia* et à *Myotragus*. Il s'agit des caractères suivants :

— dents jugales fortement hypsodontes voire hypsélodontes ;
— incisives à croissance continue avec développement important de l'incisive médiane ;
— réduction des rangées des prémolaires inférieures et supérieures ;

— extension de la surface occlusale du lobe postérieur des M^3 ;

— développement du troisième lobe des M_3 ;

— augmentation de la hauteur de la portion molaire de la branche mandibulaire horizontale.

Cependant, comme l'a fait remarquer Crusafont (*ibid.*, p. 10), la réduction des prémolaires inférieures chez la forme miocène *Maremmia haupti* a atteint un stade tellement dérivé — il ne reste que la P_4 — que celle-ci peut difficilement être apparentée aux *Myotragus* plio-pléistocènes des îles Majorque et Minorque, à moins d'envisager que cette tendance évolutive a été héritée d'un ancêtre commun. En effet, les formes les plus anciennes, *Myotragus pepgonellae*, *Myotragus antiquus* et *Myotragus kopperi* de Majorque, sont encore munies soit des P_3 soit même des P_2. D'autre part, ni la morphologie des chevilles osseuses ni l'allure des dents jugales — notamment la morphologie de la muraille interne et des fossettes internes des molaires inférieures — ne sont semblables. De même que Crusafont (*ibid.*), j'exclus donc toute relation de parenté entre *Myotragus* et *Maremmia*. Ces deux taxons, qui sont vraisemblablement éloignés phylogénétiquement, illustrent d'une manière remarquable l'acquisition en parallèle, en milieu insulaire, de plusieurs caractères (peut-être correlés) anatomiques et fonctionnels.

Relations de parenté avec l'Antilopini *Antidorcas* Sundevall, 1847

Dans mon étude sur les Bovidés miocènes de la Formation de Ngorora (Thomas, 1981), je notais l'existence, dans les membres C et D de cette formation, d'antilopes vraisemblablement proches des Springboks (*Antidorcas*) plio-quaternaires d'Afrique du Sud. Or, la morphologie relativement primitive et indifférenciée des chevilles osseuses de *Maremmia haupti* est comparable à celle des *Antidorcas*. La ressemblance est d'autant plus marquée que les chevilles osseuses des deux taxons présentent des ondulations sur la face antérieure, caractère apomorphe témoignant de l'existence d'anneaux annuels de croissance de l'étui corné. Bien entendu, ce caractère a sans doute été acquis indépendamment dans plusieurs lignées puisque l'on peut supposer qu'il est lié aux combats rituels intraspécifiques. Assez curieusement on retrouve certains caractères dérivés de la denture de *Maremmia haupti* chez *Antidorcas*, à savoir tous les caractères cités précédemment (à des degrés divers cependant) sauf celui de la croissance continue des incisives. Cependant, là encore, tous les Springboks y compris la forme hypothétique de Ngorora possèdent des molaires inférieures dont la muraille linguale est aplatie et dont les fossettes internes ont une structure simple, sans constriction médio-latérale (voir Gentry & Gentry, 1978 ; 430). Ces deux caractères, que je considère comme apomorphes, permettent de supposer qu'il n'y a aucune relation phylogénétique entre les deux taxons. D'une manière générale, en ce qui concerne l'acquisition en parallèle de caractères dentaires et mandibulaires tels que ceux qui sont cités dans le paragraphe précédent, on peut penser qu'elle s'est faite par suite de contraintes bio-mécaniques liées à des modalités semblables de la mastication.

Relations de parenté avec les genres *Caprotragoides* Thenius, 1979, *Aepyceros* Sundevall, 1847, et les Alcelaphini

Le genre *Caprotragoides* réunit les formes de la lignée afro-asiatique des « *Pseudotragus* » des Siwaliks (Inde et Pakistan), d'Al Jadidah (Arabie Saoudite), de Ngorora, de Fort Ternan et de la Formation Nyakach (Kenya) (Thomas, 1984) ainsi que la forme européenne « *Gazella* » *stehlini*, reconnue notamment dans le Badénien de Klein-Hadersdorf et le Sarmatien de Nikolsburg (Bassin de Vienne) (Thenius, 1979 ; Thomas, *ibid.*).

Le crâne holotype de *Caprotragoides gentryi* de la Formation de Ngorora (Thomas, 1981) étant de loin la pièce la plus complète se rapportant à ce genre, j'ai été amené, dans mon étude sur les Ruminants de la Formation Nyakach, à compléter la diagnose du genre *Caprotragoides* proposée initialement par Thenius (1979). Sans reprendre ici l'intégralité de cette diagnose, soulignons l'existence des caractères spécialisés suivants :

— dents hypsodontes ;

— piliers des cônes très peu développés ;

— pas de colonnettes interlobaires aux molaires supérieures ;

— présence entre les deux lobes des molaires supérieures d'un îlot d'émail en position linguale ;

— fossettes internes des molaires supérieures rappelant la structure de celles des molaires des Alcelaphini ; le sillon vestibulaire de ces fossettes s'élargit entre les deux bords qui tendent à devenir concaves ; les bords linguaux, plus ou moins carénés et qui tendent à s'arrondir, présentent une légère compression médio-latérale ; un léger pli apparaît quelquefois sur les bords postérieurs des fossettes ;

— muraille linguale des molaires inférieures très ondulée ;

— liaison interlobaire transversale des molaires inférieures très étroite ;

— le bord vestibulaire des fossettes internes des molaires inférieures tend à devenir concave par suite d'une constriction médio-latérale ;

— P_4 plus ou moins molarisée ;

— prémolaires inférieures présentant un sillon latéral très profond entre hypoconide et protoconide ;

— tendance au raccourcissement de la rangée des prémolaires inférieures sans réduction du nombre des prémolaires.

Le genre *Caprotragoides* partage précisément avec *Maremmia haupti* tous les caractères dérivés énumérés ci-dessus. La plupart de ces caractères ont atteint chez *M. haupti* un stade très dérivé, ce qui n'est pas surprenant chez une espèce insulaire. C'est ainsi que la tendance au raccourcissement de la rangée des prémolaires inférieures chez *Caprotragoides* a atteint chez *Maremmia* un degré très évolué (perte des P_2-P_3) qui n'est connu que chez des espèces insulaires. Bien entendu, comme l'a exprimé Vrba (1973 : 302), certains de ces caractères, en particulier l'hypsodontie et la molarisation des P_4, sont apparus indépendamment dans plus d'un groupe monophylétique de Bovidés. Si chacun de ces caractères a pu être sujet à convergence, il est peu probable que la ressemblance générale

soit due à ce phénomène à moins de considérer que ces caractères sont corrélés ou strictement déterminés par le régime alimentaire. J'estime que les caractères concernant la structure des fossettes internes, les liaisons interlobaires, l'allure de la muraille linguale des molaires inférieures et la présence d'un îlot d'émail aux molaires supérieures constituent des synapomorphies plausibles entre *Caprotragoides* et *Maremmia*.

En ce qui concerne les appendices frontaux de ces deux taxons, ni leur insertion ni leur orientation ni leur forme, bien que semblables dans les deux cas, ne peuvent être considérées comme des synapomorphies. En effet, les chevilles osseuses des deux genres présentent une insertion rapprochée, une divergence modérée en vue frontale, une courbure régulière vers l'arrière, une section plus ou moins elliptique avec une compression

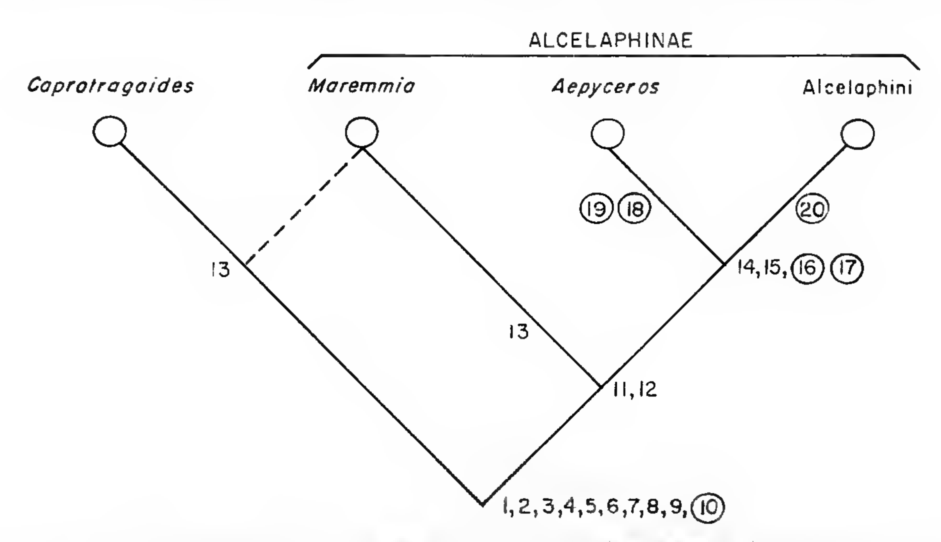


Fig. 3. — Relations phylogénétiques entre les genres *Caprotragoides*, *Maremmia* et *Aepyceros* et les Alcelaphini. Les numéros des caractères dérivés entourés d'un cercle indiquent que le caractère n'est pas connu chez *Maremmia*. *Caractères dérivés* : **1**, Denture hypsodonte. **2**, Tendance à l'acquisition de fossettes internes des molaires supérieures rappelant la disposition de celles des Alcelaphini ; sillon vestibulaire des fossettes tendant à s'élargir entre les deux bords qui deviennent de plus en plus concaves ; bords linguaux des fossettes tendant à s'arrondir avec apparition d'une légère compression transversale ; développement d'un pli sur les bords postérieurs des fossettes. **3**, Présence d'un îlot d'émail en position linguale sur les molaires supérieures pouvant disparaître secondairement. **4**, Muraille linguale des molaires inférieures très ondulées. **5**, Liaison interlobaire transversale des molaires inférieures très étroites, liée en partie au caractère précédent. **6**, Le bord vestibulaire des fossettes internes des molaires inférieures tend à devenir concave. **7**, P_4 plus ou moins molarisée. **8**, Prémolaires inférieures avec sillon latéral bien développé entre hypoconide et protoconide. **9**, Tendance au raccourcissement de la rangée des prémolaires inférieures avec ou sans réduction du nombre des prémolaires. **10**, Développement des tubérosités antérieures du basioccipital reliées par une sorte de crête aux tubérosités postérieures délimitant une gouttière médiane. **11**, Présence d'ondulations (nodosités) sur la face antérieure des chevilles osseuses témoignant de l'existence d'étuis cornés annelés. **12**, Développement particulier du lobe postérieur des M^3. **13**, Développement en hauteur de la portion interdentaire (diastème) de la branche mandibulaire horizontale avec réversion dans le cas de la forme arabique de *Caprotragoides*. **14**, Tendance à la surélévation du frontal intercornual par rapport au toit du rebord orbitaire. **15**, Développement variable des sinus frontaux pouvant pénétrer dans le pédicule, voire la base de la cheville osseuse. **16**, Réduction ou disparition de la fenêtre ethmoïdale. **17**, Contact important entre le nasal et le prémaxillaire dû à l'absence d'étrécissement de ce dernier vers l'arrière. **18**, Disparition de la fosse préorbitaire. **19**, Présence d'une fontanelle délimitée par le maxillaire et le prémaxillaire. **20**, Présence d'appendices frontaux chez les femelles.

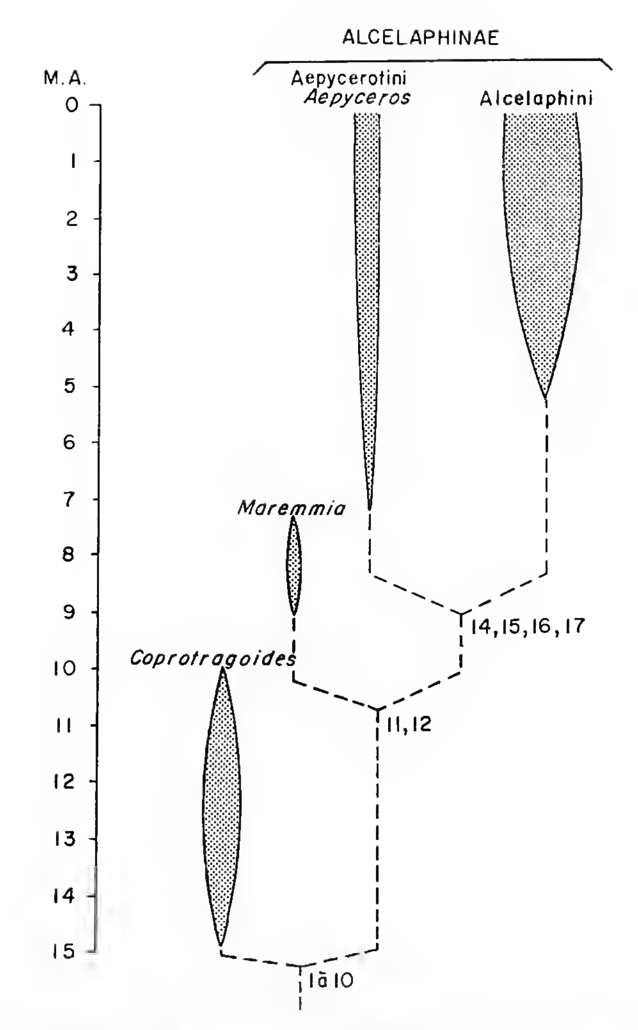


Fig. 4. — Tentative de phylogénie des genres *Caprotragoides*, *Maremmia* et *Aepyceros* ainsi que des Alcelaphini, fondée sur le cladogramme de la figure 3.
Les zones en pointillés correspondent à l'extension stratigraphique connue des différents taxons. Le genre *Maremmia* représente ici le groupe-frère de l'ensemble (*Aepyceros* + Alcelaphini).

médio-latérale variable ; somme toute, une morphologie simple sans spécialisations particulières. En outre, les trous sus-orbitaires sont petits dans les deux cas, caractère que je suppose primitif. Leur ressemblance, que je crois due à des symplésiomorphies, ne réfute pas en tout cas l'hypothèse de parenté entre *Caprotragoides* et *Maremmia* que j'ai formulée précédemment. Par ailleurs, *Caprotragoides* et *Maremmia* partagent les mêmes caractères dentaires dérivés avec les Alcelaphini et les Impalas (*Aepyceros* Sundevall, 1847) ; ces derniers se distinguant toutefois par une spécialisation de la muraille linguale des molaires inférieures qui devient plus ou moins plate alors que chez les autres elle est très ondulée,

autre type de spécialisation. La position systématique des Impalas a fait l'objet de nombreuses discussions par le passé (voir ANSELL, 1971 : 56 ; OBOUSSIER, 1965). Leur rattachement aux Antilopinae (au sens de SIMPSON) n'emporte plus guère l'adhésion (THOMAS, 1981 : 399). En revanche, leur classification au sein des Alcelaphini, envisagée par GENTRY dès 1966 puis proposée par lui (GENTRY & GENTRY, 1978) retient aujourd'hui davantage l'attention. Plus récemment, dans une optique de systématique phylogénétique, VRBA (1979 : 222) estime, sans malheureusement apporter d'arguments, qu'*Aepyceros* représente probablement le groupe-frère des Alcelaphini. C'est cette position que j'adopte ici et qui est illustrée dans le cladogramme de la figure 3. En effet, les deux taxons partagent non seulement les caractères apomorphes déjà cités, mais également la présence de nodosités sur la face antérieure des chevilles osseuses (étuis cornés annelés), le développement particulier du lobe postérieur des M³, la tendance à la surélévation du frontal intercornual (par rapport au toit du rebord orbitaire), l'existence de sinus frontaux, la réduction ou la disparition de la fenêtre ethmoïdale ainsi que le contact important entre le nasal et le prémaxillaire (caractères 11, 12, 14, 15, 16 et 17 du cladogramme de la figure 3).

En conclusion, la figure 3 résume les relations de parenté possibles entre les genres *Caprotragoides*, *Maremmia* et *Aepyceros* et les Alcelaphini. Cependant il est difficile d'établir si *Maremmia haupti* est plus proche parent de *Caprotragoides* que du groupe *Aepyceros*-Alcelaphini, car nous ne disposons pour *Maremmia* que des dents et de fragments crâniens (maxillaires-mandibules). Dans la première hypothèse *Caprotragoides* et *Maremmia* n'ont en commun, à ma connaissance, qu'un seul caractère qui ne soit pas en même temps partagé par l'ensemble *Aepyceros*-Alcelaphini : la hauteur relativement élevée de la branche interdentaire de la mandibule (caractère 13). La polarité de ce caractère n'est cependant pas certaine. En outre, l'état de ce caractère est variable ; la branche interdentaire est basse dans la forme arabique de *Caprotragoides* (cas de réversion ?). La seconde hypothèse que je retiens de préférence est étayée par l'existence de deux synapomorphies (caractères 11 et 12) (la convergence est ici peu probable). Le genre *Maremmia* représenterait donc le groupe-frère de l'ensemble *Aepyceros*-Alcelaphini. Dans ce cladogramme la situation d'un seul caractère (caractère 10), non connu chez *Maremmia*, demeure hypothétique. Sa position dans la succession des dichotomies est susceptible d'être modifiée lors de découvertes ultérieures, mais n'altérera probablement pas les relations de parenté entrevues. Quant aux relations de parenté entre les deux groupes-frères *Aepyceros*-Alcelaphini et *Caprotragoides* — ce dernier inclus jusqu'alors dans les Caprinae — elles viennent confirmer en quelque sorte les idées avancées à cet égard tant par VRBA (1979 : 223) que par GENTRY (1980 : 283) ; la première envisageant un enracinement du groupe Alcelaphini-*Aepyceros* dans les Caprinae, le second suggérant d'inclure éventuellement dans les Alcelaphini deux des Bovidés de Fort Ternan *Oioceros tanyceras* et *Caprotragoides* (= *Pseudotragus*) *potwaricus* considérés jusqu'alors comme des Caprinae.

Tribu NEOTRAGINI

Sous-famille ANTILOPINAE

Genre **TYRRHENOTRAGUS** Hürzeler & Engesser, 1976

DIAGNOSE : Celle de l'espèce-type.
ESPÈCE-TYPE : *Tyrrhenotragus gracillimus* (Weithofer, 1888).

Tyrrhenotragus gracillimus (Weithofer, 1888)

1888 — *Antilope gracillima* Weithofer, p. 366.
1918 — *Gazella gracillima* (Weithofer) ; DEL CAMPANA, p. 194-208, tav. XIX, fig. 1-14.
1975 — Bovidé II (= *Antilope* resp. « *Gazella* » *gracillima* Weithofer) ; HÜRZELER, p. 875.
1976 — *Tyrrhenotragus gracillimus* (Weithofer) ; HÜRZELER & ENGESSER, p. 334.

DIAGNOSE : Très petit Neotragini, d'une taille voisine de celle du Suni (*Neotragus moschatus*). Cheville osseuse courte et rectiligne, très inclinée vers l'arrière ; la face antérieure de la cheville se place dans le prolongement du plan fronto-nasal. Le point d'insertion se situe au-dessus de l'orbite, en position reculée. Le pédicule est développé à l'avant. Pas de carènes visibles. Le grand axe à la base (DAP) ainsi que le plan « médian » de la cheville qui contient cet axe sont fortement obliques par rapport au plan sagittal du crâne. Denture très hypsodonte. Piliers des paracônes et métacônes de la muraille externe très peu saillants. Styles assez développés. Profil interne des lobes des molaires supérieures assez caréné. Pas de colonnettes interlobaires. Le lobe postérieur des M^3 est bien développé. P^2-P^3 relativement petites et courtes. Profil occlusal des P^3-P^4 triangulaire. Pas de trace de bilobation à la P^3. Style et cône antérieurs des P^2-P^4 assez prononcés. Profil de la muraille interne des molaires inférieures assez variable, mais en général faiblement ondulé. Stylides très atténués. Profil externe des lobes, caréné, tendant à s'arrondir vers la base. Pas de colonnettes interlobaires aux molaires inférieures. Troisième lobe des M_3 assez développé. Fossettes d'émail internes disparaissant rapidement avec l'usure. Prémolaires inférieures (P_2 à P_4) raccourcies. Région postérieure des P_4 nettement molarisée (métaconide soudé à l'entoconide et à l'entostylide). Émail des dents lisse. Branche mandibulaire horizontale assez basse. Métatarse proximal présentant une gouttière nette sur la face antérieure.

LECTOTYPE : Cheville osseuse droite IGF 11744 de Monte Bamboli, figurée par DEL CAMPANA (1918, tav. XIX, fig. 13).

LOCALITÉ-TYPE : Monte Bamboli.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DE *Tyrrhenotragus gracillimus*

Une seule cheville osseuse avec un fragment de frontal (IGF 11744), choisie ici comme lectotype de l'espèce, et plus d'une dizaine de restes dentaires ainsi qu'une extrémité proximale de métatarse ont été décrits et figurés par DEL CAMPANA (1918) sous le nom de *Gazella gracillima* (Weithofer). Je ne crois donc pas nécessaire de revenir sur la description

de ces restes d'autant plus que j'ai énuméré dans la diagnose de l'espèce les principaux caractères de la cheville osseuse et des dents. Hürzeler & Engesser (1976) ont estimé que cette très petite antilope représentait en réalité un nouveau genre qu'ils ont nommé *Tyrrhenotragus*. Si l'interprétation de la denture présente à priori quelques difficultés, en revanche, celle de la cheville osseuse, qui est manifestement associée aux restes dentaires, ne laisse aucun doute sur le fait qu'il ne s'agit pas d'une Gazelle. En effet, la cheville osseuse rectiligne est très inclinée vers l'arrière de telle sorte que la face antérieure de celle-ci se place dans le prolongement du plan fronto-nasal. En outre, le grand axe de la section basale (DAP) ainsi que le plan « médian » de la cheville qui contient cet axe sont fortement obliques par rapport au plan sagittal du crâne. Cette disposition des chevilles osseuses de *T. gracillimus*, que je considère comme une spécialisation, est commune à tous les très petits Neotragini actuels classés dans les genres *Madoqua* (incluant le sous-genre *Rhynchotragus*) et *Neotragus* (incluant le sous-genre *Nesotragus*). Les chevilles osseuses de ces espèces sont par ailleurs affectées d'une forte compression « médio-latérale », ce qui ne semble pas être le cas chez *T. gracillimus*. J'ai observé une disposition analogue chez certains Neotragini fossiles tels que le *Raphicerus* de Makapansgat (il s'agit de la cheville osseuse BPI-M 478 paratype de *Cephalophus pricei* décrite par Wells & Cooke, 1956, fig. 6) et *Homoiodorcas tugenium* de la Formation de Ngorora (Thomas, 1981) ; il est vraisemblable qu'elle existe également chez les *Madoqua* de Laetolil (« *Praemadoqua* » *avifluminis* Dietrich, 1950, fig. 3 et 4) (Gentry & Gentry, 1978). En revanche, cette orientation très particulière des chevilles osseuses ne se retrouve pas chez les grands Neotragini (*Raphicerus*, *Dorcatragus*, *Ourebia* et *Oreotragus*). Chez ces derniers, les chevilles osseuses d'une part ne présentent plus de forte compression médio-latérale, la section étant plutôt circulaire à ovale, d'autre part celles-ci sont beaucoup plus redressées vers l'avant sur le plan fronto-nasal tandis que le grand axe de la section à la base (DAP) ne présente plus qu'une faible obliquité sur le plan sagittal. Le cas d'*Ourebia* pourrait correspondre à une situation intermédiaire.

La spécialisation des chevilles osseuses des très petits Neotragini est sans doute liée au fait qu'elle permet à ces antilopes, hôtes des biotopes forestiers ou de bush épais, d'éviter certains obstacles lors de leur progression.

Enfin, bien que la cheville osseuse de Monte Bamboli soit fragmentaire, on peut se faire une idée de l'insertion de celle-ci sur le frontal ; en effet, une petite portion de l'orbite permet de se rendre compte que la cheville osseuse est insérée nettement au-dessus de l'orbite, quoique en position reculée. Cette disposition, là encore propre aux Neotragini, est bien distincte de celle que l'on rencontre chez les Cephalophinae, autre groupe de très petites antilopes africaines. Chez ces dernières, l'insertion des chevilles osseuses a atteint un stade très dérivé, puisque celle-ci s'effectue très en arrière des orbites. Les chevilles osseuses néanmoins se situent également dans le prolongement du profil fronto-nasal. Il est d'ailleurs fort probable qu'il s'agit là d'une solution convergente « adoptée » indépendamment par deux groupes de Bovidés confrontés au problème de la progression dans un biotope très fermé » « (à l'exception du cas du Céphalophe de Grimm qui s'accommode d'une grande variété d'habitats, généralement ouverts).

En ce qui concerne la denture, l'ensemble des caractères présente d'étroites ressemblances avec celle des Neotragini. La disparition précoce des fossettes internes des molaires inférieures chez *T. gracillimus*, caractère dérivé que la petite antilope de Toscane partage

avec tous les Neotragini, permet là encore d'exclure toute relation de parenté avec les Cephalophinae chez qui ces fossettes internes subsistent quel que soit le degré d'usure des dents. Soulignons en outre que le troisième lobe de la M_3, ainsi que le lobe postérieur de la M^3 chez *T. gracillimus* ayant un développement « normal », correspondent à un état plésiomorphe par rapport à la situation observée chez *Madoqua* (*Rhyncotragus*) où ces lobes sont réduits et chez *Madoqua* (*Madoqua*) où le troisième lobe de la M_3 a totalement disparu (caractère unique chez les Bovidae). C'est ce dernier caractère entre autres qui a conduit depuis longtemps nombre d'auteurs à séparer en deux groupes (dans le cas présent en deux sous-genres) les espèces du genre *Madoqua*. Il semble enfin que l'on observe une certaine variation du profil de la muraille interne des molaires inférieures ; celui-ci, dans l'ensemble faiblement ondulé, présente dans le cas des molaires de la mandibule AFS 2056 de Monte Bamboli une ondulation bien plus marquée. Cette morphologie, dans ce cas, rappelle celle de la muraille interne des molaires inférieures d'*Ourebia*, seul Neotragini actuel à présenter une ondulation très marquée.

Finalement, le seul élément postcrânien qui pourrait appartenir à *Tyrrhenotragus*, en raison de ses petites dimensions, offre un caractère plésiomorphe qu'on ne retrouve pas chez les Neotragini, à savoir la présence d'une gouttière nette le long de la face antérieure de la région proximale du métatarse.

En définitive, j'estime que les relations phylogénétiques entre *Tyrrhenotragus gracillimus* et les Neotragini sont manifestes : les synapomorphies touchant l'orientation et le mode d'insertion des chevilles osseuses sont particulièrement probantes. Il est vraisemblable, d'autre part, que *T. gracillimus* soit plus proche parent des *Madoqua* s.l. que des autres Neotragini. L'existence des Neotragini en Afrique est attestée dans les niveaux anté-*Hipparion* de la Formation Ngorora : dans ce gisement, *Homoiodorcas tugenium* partage précisément avec le Neotragini de Monte Bamboli la spécialisation des chevilles osseuses dont j'ai parlé ci-dessus. Les Dik-dik (*Madoqua* s.l.), quant à eux, ont été signalés à trois reprises dans des gisements d'âge miocène supérieur-pliocène en Afrique orientale : à Mpesida (Thomas, 1980), à Lothagam 1 (aff. *Rhyncotragus*) (Smart, 1976) et à Laetolil (Dietrich, 1950 ; Gentry & Gentry, 1978). En outre, il n'est pas impossible que le *Raphicerus* de Makapansgat — la cheville osseuse paratype de « *Cephalophus* » *pricei* Wells & Cooke — représente en réalité un Dik-dik. D'autre part, l'existence de Neotragini en Afrique du Nord est attestée dans la Formation Sahabi (*Raphicerus* sp.) (Lehmann & Thomas, *sous presse*) qui surmonte des évaporites pouvant être attribuées au Messinien (Boaz *et al.*, 1979). Une M_3 (IPP-AMA 6) appartenant à une très petite antilope, provenant de Menacer (ex-Marceau) (Thomas *et al.*, 1982), a été décrite par Arambourg (1959) sous le nom générique provisoire de *Cephalophus* sp. Or la réduction, voire la disparition (sur le second lobe), des fossettes internes d'émail laisse supposer qu'il ne s'agit pas d'un Cephalophinae malgré l'ondulation assez marquée de la muraille interne. Une appartenance à un Dik-dik ne peut de ce fait être écartée comme Arambourg lui-même l'avait suggéré. Au demeurant, en l'état actuel de nos connaissances, les Neotragini sont exclusivement africains. L'origine africaine de *Tyrrhenotragus gracillimus* est dès lors quasi certaine.

Mensurations (en mm) de la cheville osseuse lectotype (IGF 11744) : la cheville osseuse est conservée sur près de 29 mm ; DAP base, 10 ; DT base, 9 ; DAP extrémité distale (qui ne correspond pas à l'apex), 7,7 ; DT extrémité distale, 5,9.

Mensurations des dents supérieures et inférieures (voir également les mensurations indiquées

par Del Campana, 1918). Les trois spécimens proviennent de Monte Bamboli : IGF 11747 : P^2, 4,7/— ; P^3 4,5/— ; P^4, 4,2/5,8 ; M^1, 5,4/— ; M^2, 7,3/ 6,3 ; M^3, 9,9/6 ; P^2-P^4, 13 ; M^1-M^3, 22,3 ; P^2-M^3, 35. — IGF 14629 ; M_2, 7,8/5 ; M_3, 9/4. — IGF 2056 : M_1, 6,3/4,6 ; M_2, 7,8/5,4 ; M_3, 11,7/5,4 ; M_1-M_3, 25,6.

Hauteur (en mm) de la branche mandibulaire horizontale de AFS 2056 : sous M_2 : 12,8 ; devant l'alvéole de P_2 : 9,7.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'examen des restes de Bovidés provenant principalement de Casteani et de Monte Bamboli, dans les collections du Museo di Geologia a Paleontologia de Florence et de l'Accademia dei Fisiocritici à Sienne, a permis de préciser les relations phylogénétiques de *Maremmia haupti* (Weithofer) et de *Tyrrhenotragus gracillimus* (Weithofer) :

Maremmia haupti est étroitement apparenté à l'ensemble *Aepyceros*-Alcelaphini, exclusivement africain à l'exception d'un migrant tardif (*Damalops palaeindicus*). Pour cette raison j'ai subordonné *M. haupti* à cet ensemble que j'ai défini dès lors comme la sous-famille des Alcelaphinae (fig. 3 et 4).

Tyrrhenotragus gracillimus, la plus petite des antilopes de la Maremme toscane, est un représentant de la tribu exclusivement africaine des Neotragini. En outre, il est probable que *T. gracillimus* soit plus proche parent des Dik-dik (*Madoqua* s.l.) que des autres Neotragini.

L'aire continentale d'origine de ces deux Bovidés est donc manifestement l'Afrique. Ces deux antilopes africaines (Neotragini et Alcelaphinae) ont colonisé la Toscane à la faveur d'une intégration insulaire de cette région à l'Afrique, telle que l'envisagent Azzaroli & Guazzone (1979-1980, fig. 2), ou par voie de migration transméditerranéenne (archipel). Hürzeler & Engesser (1976) ont signalé dans les niveaux V_1 et V_2 de Baccinello l'existence de deux autres taxons : «*Etruria viallii* gen. et sp. nov. » et un Bovidé indéterminé. En dehors des remarques que j'ai formulées sur la nomenclature du taxon nouveau, je n'ai pu mettre en évidence, dans le matériel examiné à Sienne et à Florence, provenant de Casteani et de Monte Bamboli, l'existence de taxons distincts de *M. haupti* et de *T. gracillimus*. Quoi qu'il en soit de l'existence de tels taxons ailleurs que dans ces deux localités minières, on constate que le taux d'immigration des Bovidés est faible comparé à la richesse spécifique en source continentale : cinq Bovidés ont été signalés à Mpesida et à Lukeino — la faune de ces deux gisements est encore très imparfaitement connue — (Thomas, 1980), huit à Sahabi (Lehmann & Thomas, *sous presse*) et treize à Lothagam I (Smart, 1976) ainsi qu'à Laetolil (Gentry & Gentry, 1978). La dispersion géographique s'étant faite à partir de l'Afrique on peut s'étonner de l'absence des taxons suivants : les Boselaphini, les Tragelaphini, les Reduncini, les Hippotragini, les Bovini, les *Prostrepsiceros* et les Gazelles. A l'exception des Gazelles, dont l'aptitude à la colonisation est par ailleurs grande, tous ces taxons n'apparaissent vraisemblablement en Afrique du Nord qu'à partir du Turolien moyen à supérieur, soit par vicariance — rôle de la ceinture saharo-arabique dans la fragmentation de l'aire initiale (Thomas, 1979) — soit par un autre modèle de spéciation, soit par voie de migration (cas des Boselaphini et des *Prostrepsiceros*). Il est donc probable que les dépôts ligniteux de la Maremme toscane, du moins ceux de Cas-

teani et de Monte Bamboli, se sont effectués à une époque antérieure à celle du grand renouvellement faunique observé durant le Turolien (plutôt vers la limite mio-pliocène) en Afrique du Nord (THOMAS *et al.*, 1982). Bien que les communautés insulaires comptent toujours moins d'espèces que leurs homologues continentales (cas des îles Baléares), cet appauvrissement a pu être conditionné par plusieurs facteurs ; à savoir :

— un isolement spatial précoce après l'intégration insulaire ;

— une diversité physiographique faible sur un espace restreint et par suite un nombre de biotopes petit ;

— une absence de compétition : il semble en effet qu'aucun Bovidé d'origine eurasiatique n'était présent sur l'île au moment de la colonisation ;

— un fléchissement très net de la prédation : HÜRZELER & ENGESSER (1976) n'ont signalé l'existence à Monte Bamboli que d'un *Hyaenarctos* et d'un petit Carnivore inédit, en dehors des Lutrinés.

Enfin, signalons que du point de vue de la diversité écologique, *Tyrrhenotragus gracillimus* témoigne très vraisemblablement de l'existence de biotopes forestiers ou du moins de bush épais. *Maremmia haupti*, au contraire, a dû coloniser de préférence des milieux plus ouverts, compte tenu de ses affinités phylogénétiques, ce qui permet de ne pas exclure le mode de vie terrestre que certains ont suggéré à l'égard d'*Oreopithecus bambolii* (SZALAY & DELSON, 1979).

Remerciements

Je remercie très chaleureusement M. le Pr. AZZAROLI pour avoir mis spontanément à ma disposition les restes de Bovidés de la Maremme toscane dans les collections du Museo di Geologia e Paleontologia de Florence. Mes remerciements les plus amicaux s'adressent en particulier aux Prs TORRE, FICARRELLI et DE GUILI pour la très grande cordialité qu'ils ont manifestée durant mon séjour à Florence. Je remercie également le Pr. FONDI, de l'Université de Sienne, pour m'avoir permis d'accéder aux collections de l'Accademia dei Fisiocritici à Sienne.

Ma mission a été prise en charge par le L.A. 49 dirigé par le Pr. Yves COPPENS. Je le remercie très vivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDREWS, C. W., 1915. — A description of the skull and skeleton of a peculiarly modified Rupicaprine Antelope (*Myotragus balearicus*, Bate), with a notice of a new variety, *M. balearicus* var. major. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, ser. B, **206** : 281-305, pl. 19-22.

ANSELL, W. F. H., 1971. — Artiodactyla. *In* : J. MEESTER and H. W. SETZER (eds.), The Mammals of Africa : an identification manual. Part 15. Smithsonian Institution Press, Washington : 1-93.

ARAMBOURG, C., 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Mém. Carte géol. Algérie*, Alger, n.s., Paléont., **4** : 1-159.

AZZAROLI, A., and G. GUAZZONE, 1979-1980. — Terrestrial mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian. *Palaeogeo., Palaeoclim., Palaeoeco.*, Amsterdam, **29** : 155-167.

Boaz, N. T., A. W. Gaziry and A. El Arnauti, 1979. — New fossil finds from the Libyan Upper Neogene site of Sahabi. *Nature*, London, **280** : 137-140.

Crusafont, M., 1966. — Sobre el origen, evolucion y relaciones del genero *Myotragus*. *Bol. Soc. Hist., nat. Baleares*, Palma de Mallorca. Symposium de Deya (Mallorca) sobre *Myotragus balearicus* Bate, **12** (4) : 7-12.

Del Campana, D., 1918. — Considerazioni sulle Antilopi terziarie della Toscana. *Paleontogr. ital.*, Modena, **24** : 147-233, tav. XV-XIX.

Delson, E., 1979. — *Oreopithecus* is a cercopithecoid after all. *Am. J. phys. Anthrop.*, Philadelphia, **50** : 431-432.

Dietrich, W. O., 1950. — Fossile Antilopen und Rinder Äquatorialafrikas. (Material der Kohl-Larsen'schen Expeditionen). *Palaeontographica*, Stuttgart, Abt A, Bd. 99 : 1-62.

Gentry, A. W., 1966. — Fossil Antilopini of East Africa. Fossil Mammals of Africa, nº 20. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, London, ser. A, **12** (2) : 45-106, 9 pl.

— 1980. — Fossil Bovidae (Mammalia) from Langebaanweg, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus*, Cape Town, **79** (8) : 213-337, 63 fig., 6 tabl.

Gentry, A. W., and A. Gentry, 1978. — Fossil Bovidae (Mammalia) of Olduvai Gorge, Tanzania. Parts. I-II. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, London, ser. A, **29** (4) : 289-446 ; **30** (1) : 1-83.

Heintz, E., 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n.s., sér. C, **22** : 303 p., 40 pl., 319 fig., 131 tabl.

Hoffstetter, R., 1982. — Les Primates Simiiformes (= Anthropoidea) (Compréhension, Phylogénie, Histoire biogéographique). *Annls Paléont.*, Paris, (Vert. Invert.), **68** (3) : 241-290.

Hürzeler, J., 1975. — L'âge géologique et les rapports géographiques de la faune de mammifères du lignite de Grosseto. *In* : Problèmes actuels de Paléontologie — Évolution des Vertébrés. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, nº 218, Paris, 1973, éd. CNRS, Paris : 873-876.

— 1983. — Un Alcélaphiné aberrant (Bovidé, Mammalia) des « lignites de Grosseto » en Toscane. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. II, **296** : 497-503.

Hürzeler, J., et B. Engesser, 1976. — Les faunes de mammifères néogènes du Bassin de Baccinello (Grosseto, Italie). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **283** : 333-336.

Lamotte, M., 1961. — Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires. *In* : Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, Banyuls-sur-Mer, 1959, éd. CNRS, Paris : 299-311.

Lehmann, U., et H. Thomas, *sous presse*. — Fossil Bovidae (Mammalia) from the Mio-Pliocene of Sahabi (Libya). *In* : Neogene Paleontology and Geology of Sahabi, Libya (eds N. T. Boaz, A. El-Arnauti, A. W. Gaziry and J. de Heinzelein). A. R. Liss Scientific Publishers, New-York.

Lorenz, H. G., 1968. — Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen des Braunkohlengebietes von Baccinello (Proviuz Grosseto-Italien). *Riv. ital. Paleont.*, Milano, **74** : 147-270, tav. 13.

Major, C. J. Forsyth, 1872. — La faune des Vertébrés de Monte Bamboli. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, Milano, **15** : 290-303.

Margalef, R., 1961. — Modalités de l'évolution en rapport avec la simplification des biocénoses insulaires. *In* : Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, Banyuls-sur-Mer, 1969, éd. CNRS, Paris : 313-318.

Merciai, G., 1907. — Sopra alcuni resti di vertebrati miocenici delle ligniti di Ribolla. *Atti Soc. Tosc. Sci. nat.*, Pisa, **23** : 79-87, tav. III-IV.

Mones, A., 1982. — An equivocal nomenclature : what means hypsodonty ? *Paläont. Z.*, Stuttgart, **56** (1-2) : 107-111.

OBOUSSIER, H., 1965. — Zur Kenntnis der Schwarzfersenantilope (Impala) *Aepyceros melampus* unter besonderer Berücksichtigung des Grosshirnfurchenbildes und der Hypophyse. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, **54** : 531-550.

PECORINI, G., J. C. RAGE et L. THALER, 1974. — La formation continentale de Capo Mannu, sa faune de vertébrés pliocènes et la question du Messinien en Sardaigne. *In* : Paleogeographia del Terziario sardo nell'ambito del Mediterraneo occidentale. Rendiconti del Seminario della Facolta di Scienze della Università di Cagliari, Bologna : 305-319.

SMART, C., 1976. — The Lothagam I fauna : its phylogenetic, ecological and biogeographic significance. *In* : Y. COPPENS, F. CLARK HOWELL, G. L. ISAAC and R. E. F. LEAKEY (eds), Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin. Chicago Press of Chicago Univ. : 361-369.

SONDAAR, P. Y., 1977. — Insularity and its effect on Mammal evolution. *In* : Major Patterns in Vertebrate Evolution, M. K. HECHT, P. C. GOODY and B. M. HECHT (eds), New York : 671-707.

SZALAY, F. S., and E. DELSON, 1979. — Evolutionary history of the Primates. Academic Press, NewYork, London, Toronto, Sydney, San Francisco : 580 p.

THALER, L., 1973. — Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche*, Paris, **4** : 741-750.

THENIUS, E., 1979. — Zur systematischen Stellung und Verbreitung von « *Gazella* » *stehlini* (Bovidae, Mammalia) aus dem Miozän Europas. *Anz. öst. Akad. Wiss.*, Wien, Mathematische-naturwissenschaftliche Klasse, (2) : 9-13.

THOMAS, H., 1979. — Le rôle de barrière écologique de la ceinture saharo-arabique au Miocène : arguments paléontologiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., **1**, C, (2) : 127-135.

— 1980. — Les Bovidés du Miocène supérieur des couches de Mpesida et de la Formation de Lukeino (District de Baringo, Kenya). Proc. 8th Panafrican Congress of Prehistory and Quaternary Studies (Nairobi, 1977), R. E. LEAKEY and B. A. OGOT, eds : 82-91.

— 1981. — Les Bovidés miocènes de la formation de Ngorora du Bassin de Baringo (Rift Valley, Kenya). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, Ser. B, **84** (3-4) : 335-410.

— 1984. — Les Giraffoidea et les Bovidae fossiles miocènes de la Formation Nyakach (Rift Nyanza, Kenya). *Palaeontographica*, Stuttgart, Abt. A, **83** (1-3) : 64-89.

THOMAS, H., R. BERNOR et J. J. JAEGER, 1982. — Origines du peuplement mammalien en Afrique du Nord durant le Miocène terminal. *Géobios*, Lyon, **15** (3) : 283-297.

VRBA, E. S., 1970. — Evaluation of Springbok-like Fossils : measurement and statistical treatment of the teeth of the Springbok, *Antidorcas marsupialis* Zimmermann (Artiodactyla : Bovidae). *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **26** (13) : 285-299.

— 1973. — Two species of *Antidorcas* Sundevall at Swartkrans (Mammalia : Bovidae). *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **28** (15) : 287-352, pl. 16-24.

— 1979. — Phylogenetic analysis and classification of fossil and recent Alcelaphini Mammalia : Bovidae. *Biol. J. Linnean Soc.*, London, **11** (3) : 207-228.

WEITHOFER, K. A., 1888. — Alcune osservazioni sulla fauna delle ligniti di Casteani e di Montebamboli (Toscana). *Boll. Com. Geol. ital.*, Roma, **19** : 363-368.

WELLS, L. H., and H. B. S. COOKE, 1956. — Fossil Bovidae from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrust. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, **4** : 1-55.

Achevé d'imprimer le 10 mai 1984.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1983 a été diffusé le 15 mars 1984.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et llustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43. — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig. 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments aragonitique et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astartidae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p. 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.